

Carrera del Doctorado en Ciencias Naturales

**ESQUELETO APENDICULAR DE TIPOTERIOS
(NOTOUNGULATA) Y CAVIOMORFOS (RODENTIA) DE LA
FORMACIÓN SANTA CRUZ (MIOCENO INFERIOR ALTO).
IMPLICANCIAS PALEOECOLÓGICAS**

Tesis doctoral por:
Lic. Nahuel Antu MUÑOZ

Directores:

Dr. Sergio Fabián VIZCAÍNO

Dra. Adriana Magdalena CANDELA



**UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO**

Agradecimientos

A mi director, Dr. Sergio F. Vizcaíno, por la ayuda en la realización esta tesis. Por guiarme a través del interesante mundo de la paleobiología. Por la paciencia.

A mi directora, Dra. Adriana M. Candela, por el apoyo e impulso para llevar adelante este trabajo. Por las charlas sobre anatomía y biología de roedores.

A quienes me permitieron el acceso para estudiar las colecciones bajo su cuidado: Dr. Marcelo Reguero de la División de Paleontología Vertebrados y Dres. Diego Verzi e Itatí Olivares de la Colección de Mastozoología del Museo de La Plata; Dr. Alejandro Kramarz de la Colección de Paleontología de Vertebrados y Dr. David Flores, Dr. Pablo Teta y Lic. Sergio Lucero de la Colección de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires; Personal del Museo Regional Provincial Padre M. J. Molina de Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz; Dr. Ross MacPhee, Dr. John Flynn y Judith Galkin de la Colección de Paleontología y a la asistente Eileen Westwig de la colección mastozoológica del American Museum of Natural History de New York, EE. UU.; Daniel L. Brinkman y Dr. Christopher A. Norris de la colección de Paleontología y Kristof Zyskowski de la colección de Mastozoología del Yale Peabody Museum de New Haven, EE.UU.; Dres. William Simpson y Kenneth Algielczyk de la Colección de Mamíferos y Sinápsidos Fósiles y a los Dres. Bruce Patterson y William Stanley de la Colección de Mastozoología del Field Museum of Natural History de Chicago, EE. UU.. Personal del Museu de Ciencias Naturais, Porto Alegre, Brasil (préstamo a nombre de la Dra. Adriana M. Candela). Dr. Ulyses F.J. Pardiñas Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, (préstamo a nombre de la Dra. Adriana M. Candela). Mariano Damián Romero del Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, (préstamo a nombre de la Dra. Adriana M. Candela).

Al Dr. Guillermo H. Cassini por introducirme al fantástico (y odioso) universo de **R**, por facilitarme rutinas de su autoría y ayudarme a crear las propias. Por la continua ayuda en aspectos de morfometría y estadística.

Al Dr. Néstor Toledo por ser mi gurú epistemológico. Por la constante ayuda en lo que se refiere anatomía y función del esqueleto apendicular.

A la Dra. María Susana Bargo por la ayuda en la organización y por hacer todo más

fácil.

Al Dr. Juan Carlos Fernicola por su apoyo, consejo y compañía (y música!)

A mis colegas Dra. Verónica Krapovickas, Dra. Laura E. Cruz, Dra. Laura Chornogubsky, Dr. José I. Cuitiño, Lic. Santiago Hernández del Pino, Lic. Mercedes Fernández, Lic. Augusto Racco, Dr Luciano L. Rasia y Dra. Michelle Arnal.

A los Dres. Richard F. Kay y Jonathan M. Perry por sus consejos y por las campañas compartidas.

Al Dr. Eric Delson facilitarme un escáner laser 3D para utilizar en el American Museum of Natural History de New York.

Al Lic. Leonel Acosta y Francisco Solari Orellana por la preparación del material.

A la Dra. Malena Lorente y los Dres. Javier Gelfo, Mariano Bond y Marcelo Reguero por responder a mis dudas y brindar información principalmente sobre tipoterios.

A la Secretaría de Posgrado de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata.

A los jurados: Dr. S. Iván Perez, Dra. Bárbara S. Vera y Dr. Pablo V. Teta, por las correcciones y sugerencias que mejoraron esta tesis.

A Alexandra Asanovna Elbakyan y su creación Sci-Hub, que facilitó el acceso a la literatura.

A la Dra. Siobhan Cooke y Clare Davidson por su hospitalidad y buena onda durante mi estadía en Chicago.

Al chicos del laboratorio 132: Leandro, Guido, Natalia y Lucas por los momentos compartidos y los consejos.

A mis tíos Claudio y Cristina por la buena onda y por invitarme a su hogar durante mi viaje a EE. UU. mientras visitaba museos.

A Pancho, por las innumerables charlas y la presencia en los buenos y malos ratos. Por alojarme en cada oportunidad que tuve que trabajar en Buenos Aires. Por la ayuda en la confección de esta tesis.

A José, por tantas charlas importantes, consejos y momentos compartidos.

A Juan & Maxi, mis grandes amigos necochenses, por dejarme aburrirlos un poco con la paleontología y estar ahí siempre.

A Ale, Fede, Juli, Dani y Analía, por las charlas, asados y guitarreadas.

A Carlos y Adela por su paciencia y ayuda en tantas oportunidades.

A Virginia por compartir todo conmigo. Por soportarme estos últimos años y ayudarme en todo, incluyendo la confección de esta tesis.

A mis papás por estar siempre presentes, por tanto que es imposible redactar en estas líneas. Por haber bancado mis estudios, que condujeron hasta el presente aporte. Por su apoyo incondicional.

Este trabajo fue realizado con una Beca Interna Doctoral de CONICET y es una contribución a los proyectos de investigación UNLP N647 y 11/N750 - 2014 del Programa de Incentivos de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, PICT 0143 y PICT 2013 - 0389 de la Agencia Nacional Promoción Científica y Tecnológica, PIP CONICET 1054 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, dirigidos por el Dr. Vizcaíno. El viaje a EE. UU. fue parcialmente financiado por una *Visiting scholarship* del Field Museum of Natural History, Chicago, EE. UU y parte de un subsidio del Dr. Richard F. Kay.

Índice general

Agradecimientos	I
Índice general	IV
Índice de figuras	IX
Índice de tablas	XIII
Resumen	XV
Abstract	XVIII
1 Introducción	1
1.1 General	1
1.2 Antecedentes	3
1.2.1 Marco geológico y temporal	3
1.2.2 Fauna	7
Typotheria	7
Caviomorpha	8
1.2.3 Paleobiología	10
1.3 Objetivos e hipótesis	12
2 Materiales	14
2.1 Acrónimos	14
2.2 Especímenes	15
2.2.1 Fósiles	15
Typotheria	15
Caviomorpha	26

2.2.2	Actuales	30
3	Metodología	33
3.1	Categorías: preferencia y uso de sustrato	33
3.2	Mallados tridimensionales	38
3.2.1	Método	38
3.2.2	Composición de una colección virtual	38
3.2.3	Carillas articulares	39
3.2.4	Reconstrucción ósea	39
3.2.5	Desventajas	40
3.3	Análisis cualitativos	40
3.3.1	Terminología	40
3.4	Análisis cuantitativos	44
3.4.1	Árbol filogenético combinado	44
	Actuales	45
	Fósiles	45
3.4.2	Morfometría Geométrica	48
	Número mínimo de <i>semilandmarks</i> y Componentes Principales . .	54
	Análisis de Componentes Principales y Ecomorfología	57
	Señal filogenética	58
4	Resultados	60
4.1	Descripciones comparativas cualitativas	60
	ESCÁPULA	60
	HÚMERO	64
	RADIO	69
	ULNA	72
	HUESO COXAL	76
	FÉMUR	80
	TIBIA	84
4.2	Morfología funcional	89
4.2.1	Función	89
	ESCÁPULA	89

	HÚMERO	90
	RADIO	93
	ULNA	95
	HUESO COXAL	96
	FÉMUR	98
	TIBIA	99
4.2.2	Facultad	101
	ESCÁPULA	101
	HÚMERO	103
	RADIO	105
	ULNA	106
	HUESO COXAL	109
	FÉMUR	110
	TIBIA	113
4.2.3	Síntesis de morfología funcional	114
4.3	Análisis cuantitativos	122
4.3.1	Árbol filogenético combinado	122
4.3.2	Número mínimo de <i>semilandmarks</i> y Componentes Principales	123
4.3.3	Análisis de Componentes Principales y Ecomorfología	126
	ESCÁPULA	126
	HÚMERO	130
	RADIO	137
	ULNA	142
	FÉMUR	146
	TIBIA	152
4.3.4	Síntesis de resultados cuantitativos	155
5	Discusión	157
5.1	Morfología funcional y uso de sustrato	157
5.2	Morfometría geométrica 3D de carillas articulares	159
5.3	Consistencia entre los análisis de esta tesis	161
	Typotheria	162
	Caviomorpha	163

5.4	Otras interpretaciones de los taxones de estudio	165
5.5	Rol biológico	167
	Typotheria	168
	Caviomorpha	169
5.6	Paleosinecología	169
5.7	Perspectivas	172
6	Conclusiones	174
	Bibliografía	180
	Apéndices	200
	Apéndice 1 Diferentes clasificaciones ecológicas de la muestra viviente analizada	201
	Apéndice 2 Términos anatómicos	205
	Apéndice 3 Descomposición ortogonal de la varianza de cada análisis en relación al árbol combinado utilizado.	209
	Láminas	251
	Lámina I <i>Interatherium</i> MPM-PV 3527. A. Escápula izquierda. B. Húmero derecho. C. Ulna izquierda. D. Radio derecho. E. Hueso coxal derecho. F. Fémur izquierdo. G. Tibia derecha. Escala: 10 mm.	253
	Lámina II <i>Protypotherium</i> MPM-PV 4336. A. Escápula izquierda B. Pelvis derecha. C. Ulna izquierda. D. Radio izquierda. E. Fémur izquierda. F. Tibia izquierda. Escala: 10 mm.	255
	Lámina III <i>Hegetotherium</i> MPM-PV 4173. A. Escápula derecha. B. Húmero derecho. C. Ulna derecha. D. Radio derecho. E. Hueso coxal derecho. F. Fémur derecho. G. Tibia derecha. Escala: 10 mm.	257
	Lámina IV <i>Pachyrhinos</i> YPMPU 15743. A. Escápula derecha. B. Húmero izquierdo. C. Ulna izquierda. D. Radio izquierdo. E. Tibia derecha. Escala: 10 mm.	259
	Lámina V <i>Neoreomys</i> MPM-PV 3521. A. Escápula derecha. B. Húmero izquierdo. C. Radio izquierdo. D. Hueso coxal izquierdo. E. Fémur izquierdo F. Tibia derecha. Escala: 10 mm.	261

Lámina VI	<i>Eocardia</i> MPM-PV 3683.	A. Ulna derecha. B. Hueso coxal derecho.	
	C. Fémur izquierdo D. Tibia izquierda. Escala: 10 mm.		263
Lámina VII	<i>Schistomys</i> YPMPU 15648.	A. Húmero derecho. B. Ulna derecha.	
	C. Radio derecho. D. Hueso coxal izquierdo. E. Fémur izquierdo. F. Tibia		
	izquierda. Escala: 10 mm.		265
Lámina VIII	<i>Perimys</i> MPM-PV 17443.	A. Húmero izquierdo. B. Ulna	
	izquierda. C. Radio izquierdo. D. Fémur derecho. E. Tibia derecha.		
	Escala: 10 mm.		267
Lámina IX	<i>Steiomys</i> MPM-PV 17444.	A. Escápula derecha. B. Pelvis	
	derecha. C. Húmero izquierdo. D. Fémur derecho. E. Tibia derecha.		
	Escala: 10 mm.		269

Índice de figuras

Figura 1.1 Ubicación geográfica de las cuatro localidades costeras de la Formación Santa Cruz tratadas en esta tesis. Modificado de Vizcaíno <i>et al.</i> (2010).	5
Figura 1.2 Columna estratigráfica de la Formación Santa Cruz. Modificada de Vizcaíno <i>et al.</i> (2010).	6
Figura 3.1 Escáner laser 3D <i>NextEngine</i> escaneando un húmero de <i>Myocastor coypus</i>	38
Figura 3.2 Términos anatómicos para los accidentes de los huesos del miembro anterior.	41
Figura 3.3 Términos anatómicos para los accidentes de los huesos del miembro posterior.	43
Figura 3.4 <i>Landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> de la escápula y el húmero mostrados en <i>Interatherium</i>	52
Figura 3.5 <i>Landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> de la ulna y el radio mostrados en <i>Interatherium</i>	53
Figura 3.6 <i>Landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> de la carilla proximal del fémur mostrados en <i>Interatherium</i>	54
Figura 3.7 <i>Landmarks</i> y <i>semilandmarks</i> del fémur y la tibia mostrados en <i>Interatherium</i>	55
Figura 4.1 Escápulas derechas de <i>Typotheria</i> en vista lateral y ventral. A. <i>Prottypotherium</i> FMNH P 13237; B. <i>Interatherium</i> YPMPU 15041; C. <i>Hegetotherium</i> FMNH PM 1257 (lateral, invertida) y MPM-PV 3527 (ventral); D. <i>Pachyrukhos</i> FMNH P 13237. Escala: 10 mm.	61

Figura 4.2	Escápulas derechas de Rodentia en vista lateral y ventral. A. <i>Neoreomys</i> MPM-PV 3521; B. <i>Eocardia</i> YPMPU 15211; C. <i>Perimys</i> MPM-PV 15053; D. <i>Steiromys</i> MPM-PV 17444. Escala: 10 mm.	63
Figura 4.3	Húmeros derechos de Typotheria en vista proximal, anterior y distal. A. <i>Protypotherium</i> YPMPU 15892 (invertido); B. <i>Interatherium</i> MACN A 3456 - 3505; C. <i>Hegetotherium</i> YPMPU 15176; D. <i>Pachyrukhos</i> FMNH P 12994 (invertido). Escala: 10 mm.	65
Figura 4.4	Húmeros derechos de Rodentia en vista proximal, anterior y distal. A. <i>Neoreomys</i> MPM-PV 3521 (invertido); B. <i>Eocardia</i> YPMPU 15211 (invertido); C. <i>Schistomys</i> YPMPU 15648 (izquierdo y derecho combinados); D. <i>Perimys</i> MPM-PV 15053 (invertido); E. <i>Steiromys</i> MACN A 10055 - 10078. Escala: 10 mm.	67
Figura 4.5	Radios derechos de Typotheria en vista proximal, medial, posterior y distal. A. <i>Protypotherium</i> YPMPU 15828 (invertido); B. <i>Interatherium</i> MPM-PV 17442; C. <i>Hegetotherium</i> MPM-PV 4172; D. <i>Pachyrukhos</i> YPMPU 15743 (invertido). Escala: 10 mm.	70
Figura 4.6	Radios derechos de Rodentia en vista proximal, medial, posterior y distal. A. <i>Neoreomys</i> MPM-PV 3521 (invertido); B. <i>Eocardia</i> YPMPU 15211 (invertido, unido a ulna); C. <i>Schistomys</i> YPMPU 15648; D. <i>Perimys</i> MPM-PV 17443 (invertido); E. <i>Steiromys</i> MACN A 10055 - 10078 (invertido). Escala: 10 mm.	71
Figura 4.7	Ulnas derechas de Typotheria en vista lateral, anterior y distal. A. <i>Protypotherium</i> YPMPU 15828 (invertida); B. <i>Interatherium</i> AMNH 9557; C. <i>Hegetotherium</i> MPM-PV 4172; D. <i>Pachyrukhos</i> YPMPU 15828 (proximal y anterior, invertida) y YPMPU 15743 (anterior y distal, invertida). Escala: 10 mm.	73
Figura 4.8	Ulnas derechas de Rodentia en vista lateral, anterior y distal. A. <i>Neoreomys</i> YPMPU 15394 (invertida); B. <i>Eocardia</i> YPMPU 15211 (invertida, unida a radio); C. <i>Schistomys</i> YPMPU 15648; D. <i>Perimys</i> MPM-PV 15053 (izquierda y derecha combinadas); E. <i>Steiromys</i> MACN A 10055 - 10078 (invertida). Escala: 10 mm.	75

Figura 4.9 Huesos coxales derechos de Typotheria en vista ventrolateral.	
A. <i>Protypotherium</i> YPMPU 15828; B. <i>Interatherium</i> MPM-PV 3527; C. <i>Hegetotherium</i> MPM-PV 4173; D. <i>Pachyrukhos</i> FMNH P 12994. Escala: 10 mm.	77
Figura 4.10 Hueso coxales derechos de Rodentia en vista ventrolateral. A. <i>Neoreomys</i> MPM-PV 3521 (izquierdo y derecho combinados); B. <i>Eocardia</i> YPMPU 15211; C. <i>Schistomys</i> YPMPU 15648 (invertido); D. <i>Steiromys</i> MPM-PV 17445. Escala: 10 mm.	79
Figura 4.11 Fémures derechos de Typotheria en vista proximal, anterior y distal. A. <i>Protypotherium</i> MPM-PV 4336 (invertido); B. <i>Interatherium</i> YPMPU 15041 (invertido); C. <i>Hegetotherium</i> MPM-PV 4172; D. <i>Pachyrukhos</i> FMNH P 12994. Escala: 10 mm.	81
Figura 4.12 Fémures derechos de Rodentia en vista proximal, anterior y distal. A. <i>Neoreomys</i> MPM-PV 3521 (invertido); B. <i>Eocardia</i> MPM-PV 3683 (mal pegado, invertido); C. <i>Schistomys</i> YPMPU 15648 (invertido); D. <i>Perimys</i> MPM-PV 17443 (anterior y distal) y MPM-PV 3684 (proximal y anterior, invertido); E. <i>Steiromys</i> MPM-PV 17444 (izquierdo y derecho combinados). Escala: 10 mm.	83
Figura 4.13 Tibias derechas de Typotheria en vista proximal, anterior y distal. A. <i>Protypotherium</i> YPMPU 15341 (invertida); B. <i>Interatherium</i> MPM-PV 3694; C. <i>Hegetotherium</i> MPM-PV 4172; D. <i>Pachyrukhos</i> YPMPU 15743 (izquierda y derecha combinadas). Escala: 10 mm.	85
Figura 4.14 Tibias derechas de Rodentia en vista proximal, anterior y distal. A. <i>Neoreomys</i> MPM-PV 3521 (proximal) y MPM-PV 3521 (anterior y distal); B. <i>Eocardia</i> YPMPU 15211; C. <i>Schistomys</i> YPMPU 15648 (izquierda y derecha combinadas); D. <i>Perimys</i> MPM-PV 17443 (izquierda y derecha combinadas); E. <i>Steiromys</i> MACN A 10055 - 10078 (invertida). Escala: 10 mm.	87
Figura 4.15 Árbol combinado incluyendo la muestra de actuales y los géneros fósiles. Escala en Millones de años.	122
Figura 4.16 Correlación entre análisis sucesivos ejemplificado con el húmero proximal	124

Figura 4.17 Correlación entre análisis con <i>semilandmarks</i> de superficie deslizados por BE y PD para cada cantidad de <i>semilandmarks</i> ejemplificado con el húmero proximal	125
Figura 4.18 Correlación de espacio reducido vs. espacio total ejemplificado con el húmero proximal	126
Figura 4.19 Análisis de componentes principales de la carilla articular de la escápula.	127
Figura 4.20 Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal del húmero.	131
Figura 4.21 Regresión del \log_{10} del tamaño de centroide de la carilla articular proximal del húmero.	132
Figura 4.22 Análisis de componentes principales de la carilla articular distal del húmero	135
Figura 4.23 Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal del radio	138
Figura 4.24 Análisis de componentes principales de la carilla articular distal del Radio.	141
Figura 4.25 Análisis de componentes principales de la carilla proximal de la ulna.	143
Figura 4.26 Regresión del \log_{10} del tamaño de centroide de la carilla proximal de la ulna.	145
Figura 4.27 Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal del fémur	147
Figura 4.28 Análisis de componentes principales de la carilla articular distal del fémur	149
Figura 4.29 Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal de la tibia	153

Índice de tablas

Tabla 3.3	Uso de sustrato de las especies vivientes	37
Tabla 3.4	Definiciones de <i>landmarks</i> utilizados	51
Tabla 4.1	Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular de la escápula, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	129
Tabla 4.2	Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal del húmero, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	133
Tabla 4.3	Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular distal del húmero, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	136
Tabla 4.4	Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal del radio, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	139

Tabla 4.5 Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular distal del radio, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	142
Tabla 4.6 Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal de la ulna, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	144
Tabla 4.7 Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal del fémur, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	148
Tabla 4.8 Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular distal del fémur, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	151
Tabla 4.9 Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal de la tibia, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo.	154
Tabla 4.10 Resumen de los resultados ecomorfológicos basados en los diferentes análisis de componentes principales	155

Resumen

Los afloramientos costeros de la provincia de Santa Cruz que corresponden a sedimentos de Edad Santacruceña (Mioceno temprano) son excepcionales por la gran cantidad de restos fósiles y su excelente calidad de preservación. Estas características permiten utilizar los fósiles recuperados de estas capas para analizar los tres atributos básicos de un estudio paleobiológico: tamaño corporal, dieta y preferencia/uso de sustrato.

En estos yacimientos, los tipoterios y roedores representan una gran proporción de los mamíferos herbívoros euterios de tamaño pequeño a mediano. Los primeros se clasifican dentro de los ungulados nativos sudamericanos, un grupo que comprende diversos linajes extinguidos que evolucionaron en aislamiento en América del Sur durante gran parte el Cenozoico. Sin embargo, los tipoterios se asemejan más a roedores, lagomorfos y mustélidos que a los ungulados actuales. Entre los roedores, hay representantes de las cuatro superfamilias de caviomorfos actuales: Caviioidea, Octodontoidea, Chinchilloidea y Erethizontoidea. Los taxones con restos que permiten la realización de los estudios propuestos en esta tesis son *Interatherium*, *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* (Typotheria), y *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys*, *Perimys* y *Steiromys* (Rodentia).

El objetivo general de esta tesis es contribuir a la comprensión integral de la paleoecología de la biota de Edad Santacruceña, en base a estudios morfofuncionales detallados considerando el contexto filogenético de los grupos estudiados.

Los objetivos específicos incluyen: 1) Realizar un estudio de la variabilidad morfológica del esqueleto apendicular de tipoterios y roedores santacruceños; 2) Realizar estudios de forma y función sobre uso del sustrato (trepador, corredor, cavador, etc.); 3) Generar hipótesis sobre el uso diferencial del ambiente por los mamíferos dentro del rango de tamaño estudiado. Con el fin de cumplir con los objetivos propuestos se realizaron las siguientes tareas.

- Descripción del esqueleto apendicular, con énfasis en características con valor morfofuncional como proporciones, carillas de articulación y accidentes para la inserción de músculos y ligamentos.
- Cuantificación de la forma de las carillas articulares de los restos óseos estudiados (tanto de los extinguidos como de los vivientes) por medio de la

morfometría geométrica en 3D.

- Análisis morfofuncional cualitativo integrando la información generada en las descripciones anatómicas e inferencias de los tejidos blandos basadas en la muestra viviente.
- Análisis ecomorfológico basado en la morfología tridimensional de las carillas articulares cuantificadas mediante la morfometría geométrica en 3D.
- Integración de la información obtenida a partir de los análisis cualitativo y cuantitativo.
- Generación de hipótesis acerca del uso de sustrato en los tipoterios y roedores santacrucenses.
- Interpretación del uso de sustrato propuesto y el rol biológico que cumpliría en la vida de los organismos.
- Discusión acerca de las implicancias paleosinecológicas basadas en las hipótesis generadas y el rol biológico propuesto, en el contexto de la paleocomunidad de mamíferos santacrucenses.

Los análisis realizados permitieron poner a prueba las hipótesis previas sobre uso de sustrato de tipoterios y roedores en el marco de análisis morfofuncionales y ecomorfológicos, así como generar nuevas hipótesis para cada uno de los nueve géneros estudiados.

Las siguientes son las conclusiones más relevantes de esta tesis.

- Existe una gran diversidad morfológica en el postcráneo de los tipoterios y roedores santacrucenses.
- La morfología funcional cualitativa representa una herramienta clave para realizar inferencias paleobiológicas en base a interpretaciones comparativas y biomecánicas.
- La morfología funcional permitió generar un perfil biomecánico para cada taxón que permite estimar las capacidades, ventajas y desventajas para los diferentes tipos de acciones que pudieron haber realizado (facultades).
- La morfometría geométrica en 3D resultó ser una herramienta muy útil para describir cuantitativamente la morfología de las carillas articulares y realizar comparaciones entre taxones.

- La morfología de las carillas articulares está muy influenciada por la historia filogenética de los grupos y en algunos casos esta dependencia opaca las posibles interpretaciones ecomorfológicas.
- La carilla articular que refleja más claramente las diferencias debidas a la filogenia es la carilla proximal de la ulna (escotadura troclear + escotadura radial). Las dos carillas del húmero, la proximal del radio y la distal del fémur reflejan mejor diferencias ecomorfológica que las demás carillas. Las carillas articulares con mayor correlación entre la forma y el tamaño son la proximal del húmero y de la ulna.
- El uso de metodologías diferentes, en esta tesis representadas por la morfología funcional cualitativa y la ecomorfolología basada en morfometría geométrica en 3D, ayuda a realizar interpretaciones paleobiológicas más robustas, permitiendo combinar los diferentes resultados.
- La integración de los resultados obtenidos con las metodologías propuestas permitió asignar a cada género analizado una categoría de uso de sustrato primario y ocasionalmente, categorías secundarias.
- Se reconocieron distintos usos de sustrato a los cuales pudieron asignarse los taxones extintos analizados: ambulatorio (*Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Neoreomys*), cavador (*Perimys*), trepador (*Interatherium* y *Steiromys*) y corredor (*Pachyrhinos*, *Eocardia* y *Schistomys*), con diferentes categorías secundarias en cada caso.
- Los diferentes usos de sustrato por parte de estos mamíferos indicarían una partición del uso del hábitat que podría haber disminuido la competencia por el alimento.
- En base al uso de sustrato y tamaño corporal, se propuso a *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Neoreomys* como las presas más accesibles para los depredadores de mediano tamaño representados por metaterios y aves.
- La información propuesta contribuye al conocimiento integral de la paleoecología de mamíferos santacruceses aportando hipótesis novedosas para el uso de sustrato de los tipoterios y roedores pertenecientes a esta fauna.

Abstract

Outcrops of the continental Santa Cruz Formation (lower Miocene) on the Atlantic Coast of Santa Cruz Province are exceptional due to their large amount of fossil remains and their excellent state of preservation. These characteristics allow the use of fossils recovered from these layers to analyze three basic attributes of a paleobiological study: body size, diet and preference / use of substrate.

In this Formation, typotheres and rodents represent a large proportion of small to medium eutherian herbivorous mammals. The first are a group of South American native ungulates that comprises several extinct lineages that evolved in isolation in South America during much of the Cenozoic. However, typotheres are more similar to rodents, lagomorphs and mustelids than to extant ungulates. Among rodents, there are representatives of the four extant caviomorph superfamilies: Caviioidea, Octodontoidea, Chinchilloidea and Erethizontoidea. The taxa with remains that allow the studies proposed in this thesis are *Interatherium*, *Protypotherium*, *Hegetotherium* and *Pachyrhynchus* (Typotheria), and *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys*, *Perimys* and *Steinomys* (Rodentia).

The goal of this thesis is to contribute to a comprehensive understanding of the paleoecology of the Santacrucian biota, based on detailed morphofunctional studies considering the phylogenetic context of the groups under study. The objectives include: 1) Carry out a study of the morphological variability of the appendicular skeleton of typotheres and rodents of the Santa Cruz Formation (lower Miocene, Patagonia); 2) Perform form and function studies about the use of substrate (climber, runner, digger, etc.); 3) Postulate hypotheses about the differential use of the environment by mammals within the size range studied.

In order to achieve the objectives the following tasks were carried out.

- Description of the appendicular skeleton, with emphasis on features with morphofunctional value such as proportions, articular surfaces and muscle and ligaments scars.
- Quantification of the shape of the articular surfaces of the bones (of both extinct and living taxa) by 3D geometric morphometrics.
- Qualitative morphofunctional analysis, integrating the information provided by the anatomical description and inferences of the soft tissues based on the living

sample.

- Ecomorphological analysis based on the three-dimensional morphology of the articular surfaces quantified by 3D geometric morphometrics.
- Integration of the information obtained from the qualitative and quantitative analyses.
- Generation of hypotheses about the use of substrate in the typotheres and rodents of Santa Cruz.
- Interpretation of the proposed uses of substrate and the biological role they would play in the life of organisms.
- Discussion on the paleosinecological implications of the hypotheses generated and the proposed biological role, in the context of the Santacrucian mammalian paleocommunity.

The analyses performed allowed to test the previous hypotheses on the use of substrate of typotheres and rodents in the framework of morphofunctional and ecomorphological analysis, as well as to generate new hypotheses for each of the nine genera studied.

The following are the most relevant conclusions of this thesis.

- There is a great morphological diversity in the postcranium of Santacrucian typotheres and rodents.
- Qualitative functional morphology represents a key tool for making paleobiological inferences based on comparative and biomechanical interpretations.
- Functional morphology allowed the construction of a biomechanical profile for each taxon, that allows estimating the advantages and disadvantages for the different types of actions that could have done (faculties).
- 3D geometric morphometrics proved to be a very useful tool to quantitatively describe the morphology of articular surfaces and make comparisons.
- The morphology of the articular surfaces is influenced to a great extent by the phylogenetic history of the groups; in some cases this obscured possible ecomorphological interpretations.
- The articular surface that most clearly reflects the differences due to phylogeny is the proximal ulnar facet (trochlear notch + radial notch). The articular surfaces

with better ecomorphologic resolution were that of the scapula, the two surfaces of the humerus, the proximal surface of the radius and the distal surface of the femur. The articular surfaces with the greatest correlation between shape and size were the proximal surface of humerus and ulna.

- The use of different methodologies, in this thesis represented by the qualitative functional morphology and the ecomorphology based on 3D geometric morphometrics, helps to perform more robust paleobiological interpretations, allowing combining the different results.
- The integration of the results obtained with the proposed methodologies allowed to assign a category of primary use of substrate to each analyzed genus and, occasionally, secondary categories.
- Different uses of the substrate to which the extinct taxa could be assigned were recognized: ambulatory (*Protypotherium*, *Hegetotherium* and *Neoreomys*), digger (*Perimys*), climber (*Interatherium* and *Steiromys*) and runner (*Pachyrukhos*, *Eocardia* and *Schistomys*), with different secondary categories in each case.
- The different uses of substrate by these mammals would indicate a partition of habitat use that could have reduced competition for food.
- Based on the use of substrate and body size, *Protypotherium*, *Hegetotherium* and *Neoreomys* were proposed as the most accessible prey for medium-sized predators, represented by metatherians and birds.
- The proposed information contributes to the comprehensive knowledge of the paleoecology of Santacrucian mammals, producing new hypotheses for the use of substrate of typotheres and rodents in this fauna.

Capítulo 1

Introducción

1.1. General

Tradicionalmente, el estudio de los mamíferos extinguidos se ha basado mayormente en material craneano y dentario del registro fósil. La falta de conocimiento de los restos postcraneales provoca una notable pérdida de información, tanto en enfoques sistemáticos, filogenéticos y paleobiológicos. De acuerdo con la definición original de Abel (1911), estos últimos exploran las adaptaciones de los organismos fósiles para determinar su forma de vida. En el contexto de un estudio paleobiológico, el postcráneo provee importante información para la interpretación de hábitos locomotores, preferencia y uso de sustrato (Jenkins, 1973; Argot, 2001, 2002; Rose y Chinnery, 2004; Elissamburu y Vizcano, 2004; Candela y Picasso, 2008; Toledo *et al.*, 2012).

Debido a la abundancia, riqueza taxonómica y calidad de preservación, los fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior alto; Perkins *et al.*, 2012), son los que mejor permiten realizar estudios paleobiológicos e interpretar la diversidad biológica de los mamíferos en la parte austral de América del Sur (Patagonia) con anterioridad al Gran Intercambio Biótico Americano (Vizcaíno *et al.*, 2012b). El registro de mamíferos fósiles de esta formación es conocido desde hace más de un siglo, principalmente a través de los trabajos de F. Ameghino (1887, 1889, 1891) y los “*Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia*” compilada y editada por W. B. Scott entre 1903 y 1932, incluyendo extensas descripciones anatómicas y detalladas ilustraciones. Las descripciones y figuras de la obra de Scott se basan en numerosos especímenes

colectados por las expediciones de J. B. Hatcher de Princeton University (1896-1899) depositados en las colecciones del YPM (Yale Peabody Museum, New Haven) y del AMNH (American Museum of Natural History, New York) de EE. UU. y las de C. Ameghino depositados en el MACN (Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires) y en el MLP (Museo de La Plata).

Los afloramientos en la plataforma intermareal de la región costera de la provincia de Santa Cruz entre las desembocaduras de los ríos Gallegos y Coyle (Figura 1.1) contienen el conjunto más rico de cráneos y esqueletos articulados de América del Sur (Hatcher, 1903; Vizcaíno *et al.*, 2012b). Entre los mamíferos, a los marsupiales, xenartros y ungulados nativos presentes en el continente, al menos desde el Paleoceno, se le suman dos linajes alóctonos que se diversificaron notablemente: roedores y primates (Marshall y Cifelli, 1990).

Se destaca la gran cantidad de restos de mamíferos herbívoros de tamaño pequeño a mediano provenientes de la Formación Santa Cruz. La gran diversidad de mamíferos en este rango de tamaño sugiere una amplia superposición en el uso del ambiente que podría atenuarse con diferentes usos del sustrato. Un ejemplo de esta diversidad de mamíferos de tamaño pequeño a mediano se puede observar en el conjunto de los tipoterios (Notoungulata, Typotheria) y los caviomorfos (Rodentia, Caviomorpha). Como es la norma para el resto de los grupos, también existen escasos trabajos que aborden el estudio del esqueleto apendicular de estos taxones desde un punto de vista morfofuncional, ya sean cuantitativos con medidas lineares (Cassini *et al.*, 2012a) o combinándolas con descripciones e interpretaciones cualitativas (Elissamburu, 2004; Candela y Picasso, 2008; Croft y Anderson, 2008; Candela *et al.*, 2012).

A pesar de la enorme información recabada sobre la fauna proveniente de la Formación Santa Cruz (Scott, 1903-1932; Tauber, 1994, 1997 ver Vizcaíno *et al.*, 2012b para revisión exhaustiva de las contribuciones sobre fauna santacrucense), de la abundancia de ejemplares provenientes de esta unidad, del notable cuerpo de conocimiento generado recientemente en torno a aspectos paleobiológicos de numerosos y diversos grupos reconocidos, y de la paleoecología de la Formación (e. g. Candela y Picasso, 2008; Abello y Candela, 2010; Vizcaíno *et al.*, 2010; Cassini *et al.*, 2012b; Toledo *et al.*, 2012, 2013; Cassini, 2013; Toledo *et al.*, 2015; ver Vizcaíno *et al.*, 2012a para interpretaciones morfofuncionales de cada grupo y paleoecológicas

del conjunto), quedan varios interrogantes respecto del contexto paleoecológico de los mamíferos de Edad Santacrucense. Particularmente, aún hay pocos estudios morfofuncionales detallados e integrados del gremio de los mamíferos herbívoros pequeños y medianos, como caviomorfos y ungulados, basados en ejemplares con una procedencia estratigráfica precisa (Candela y Picasso, 2008; Candela *et al.*, 2012). Hasta la fecha no se han realizado estudios morfogeométricos en 3D enfocados en el esqueleto postcraneal de esta fauna.

En esta tesis se estudiará el esqueleto apendicular de dos grupos de mamíferos herbívoros pequeños y medianos (tipoterios y roedores), tanto desde un punto de vista cualitativo como morfogeométrico, para comprender mejor la paleobiología de este gremio en la Formación Santa Cruz.

1.2. Antecedentes

1.2.1. Marco geológico y temporal

La Formación Santa Cruz es la unidad continental terciaria más extendida geográficamente y de más riqueza fosilífera de Argentina, aflorando de manera discontinua en localidades dispersas por toda la Patagonia austral, desde el extremo norte del Golfo de San Jorge hasta el norte de Tierra del Fuego y desde el Océano Atlántico hasta la Cordillera de los Andes (Marshall, 1976). Los depósitos de la costa atlántica que se distribuyen entre los ríos Coyle y Gallegos contienen restos faunísticos excepcionalmente ricos y con excelente estado de preservación (Vizcaíno *et al.*, 2010, 2012b). Tauber (1994, 1997) reconoció dos miembros en los afloramientos costeros al sur del río Coyle: una unidad inferior muy fosilífera, el Miembro Estancia La Costa, con predominancia de depósitos piroclásticos, arcillas y fangolitas, y una unidad superior con menos fósiles, el Miembro Estancia La Angelina, compuesto principalmente por arcillitas, fangolitas y areniscas. Los dos miembros están separados por una evidente superficie de discontinuidad visible en el acantilado entre Estancia La Costa y Cabo Buen Tiempo (Matheos y Raigemborn, 2012).

El nuevo material estudiado en esta tesis ha sido recuperado de cuatro localidades distribuidas alrededor de los 52° de latitud sur sobre la plataforma intermareal

correspondiente al Miembro Estancia La Costa, aproximadamente 100 km al norte del Estrecho de Magallanes (Figura 1.1).

Tauber (1997) describió una serie de niveles fosilíferos (Figura 1.2) con restos de vertebrados y propuso un esquema bioestratigráfico. Sin embargo, revisiones recientes indican que muchos de ellos no representan una secuencia temporal (Fleagle *et al.*, 2012). Perkins *et al.* (2012) realizaron estudios de tefroestratigrafía en combinación con dataciones radiométricas $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ proveyendo información de rangos de edad y tasas de acumulación de sedimento en la Formación Santa Cruz. Las secciones más completas en la zona oriental indican que los sedimentos comenzaron a acumularse hace aproximadamente 17.8 Ma y continuaron depositándose ininterrumpidamente hasta hace aproximadamente 16 Ma, mientras que en la zona andina este rango se extiende de 19 a 14.3 Ma (Perkins *et al.*, 2012). En este contexto, la antigüedad de Formación Santa Cruz se corresponde con el Mioceno temprano alto.

El ambiente depositacional del Miembro Estancia La Costa en el área de estudio fue interpretado por Tauber (1994, 1997) como un sistema fluvial de baja energía desarrollado bajo condiciones climáticas cálidas y húmedas. Por otra parte, Matheos y Raigemborn (2012) interpretaron la parte baja de este miembro como un ambiente transicional fluvial-marino con gradación a un ambiente fluvial, con influencia de eventos de caída de ceniza volcánica. Estos autores concluyeron que durante la depositación de este miembro el clima fue estacional y cálido, tendiendo al enfriamiento y/o desecación hacia el tope, en relación al deterioro climático del Mioceno Medio.

A continuación se detallan las localidades costeras de las cuales provienen los nuevos materiales estudiados en esta tesis (Figura 1.1). Los datos de las localidades están basados en Vizcaíno *et al.* (2012b) y las referencias que allí se brindan. Los sedimentos en la mayoría de ellas están representados por alternancias entre areniscas tobáceas y arcillitas verdosas. Anfiteatro (ANF) está ubicado aproximadamente en 51° 00' de latitud sur y 69° 08' de longitud oeste, 3 km al norte de la entrada a la playa en Estancia La Costa. Estancia La Costa (ELC) se encuentra aproximadamente en 51° 05' de latitud sur y 69° 08' de longitud oeste. Cañadón Silva (CS) se ubica aproximadamente en 51° 09' de latitud sur y 69° 05' de longitud oeste. Puesto Estancia La Costa (PLC) se encuentra ubicado aproximadamente en 51° 12' de latitud sur y

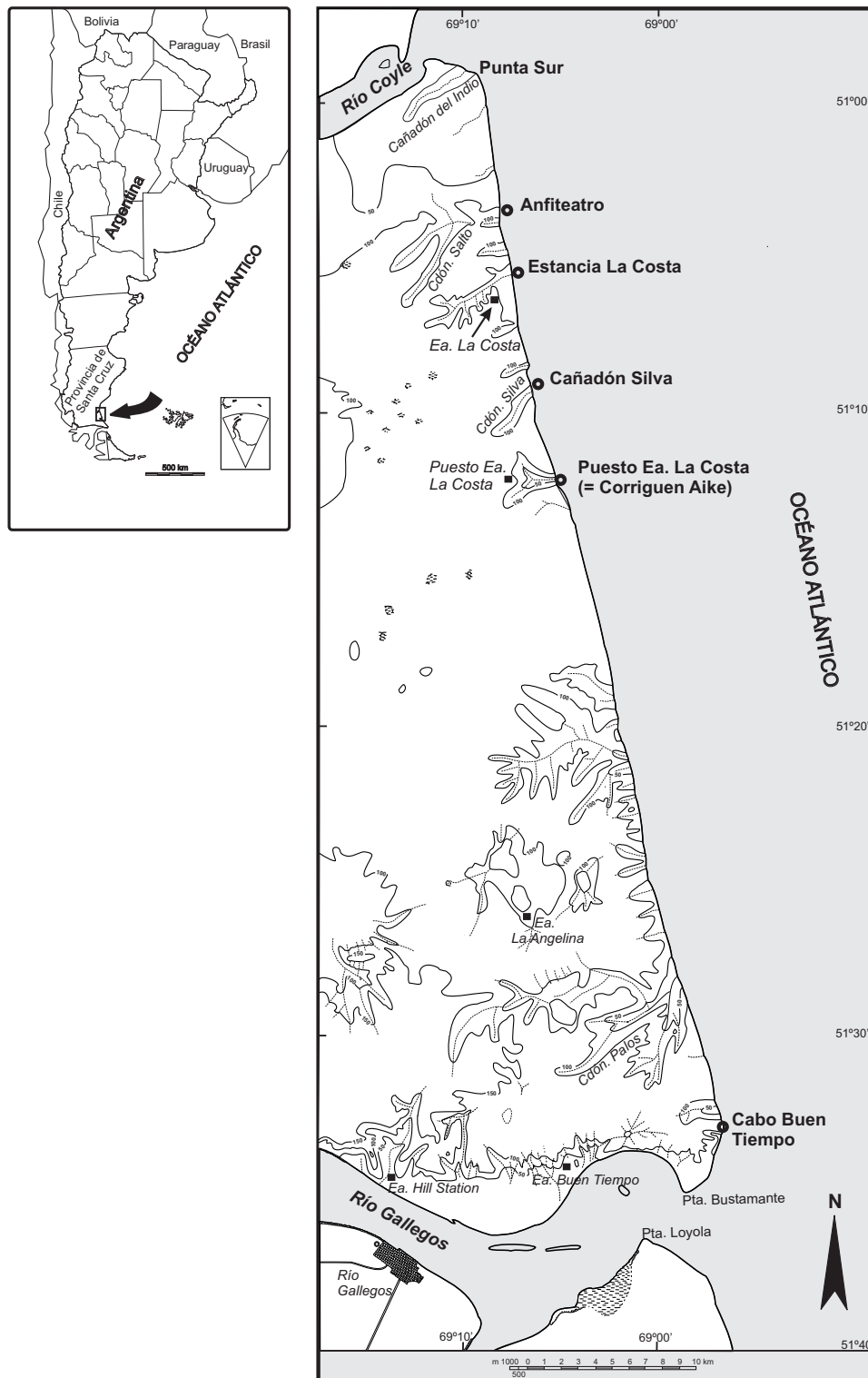


Figura 1.1. Ubicación geográfica de las cuatro localidades costeras de la Formación Santa Cruz tratadas en esta tesis. Modificado de Vizcaíno *et al.* (2010).

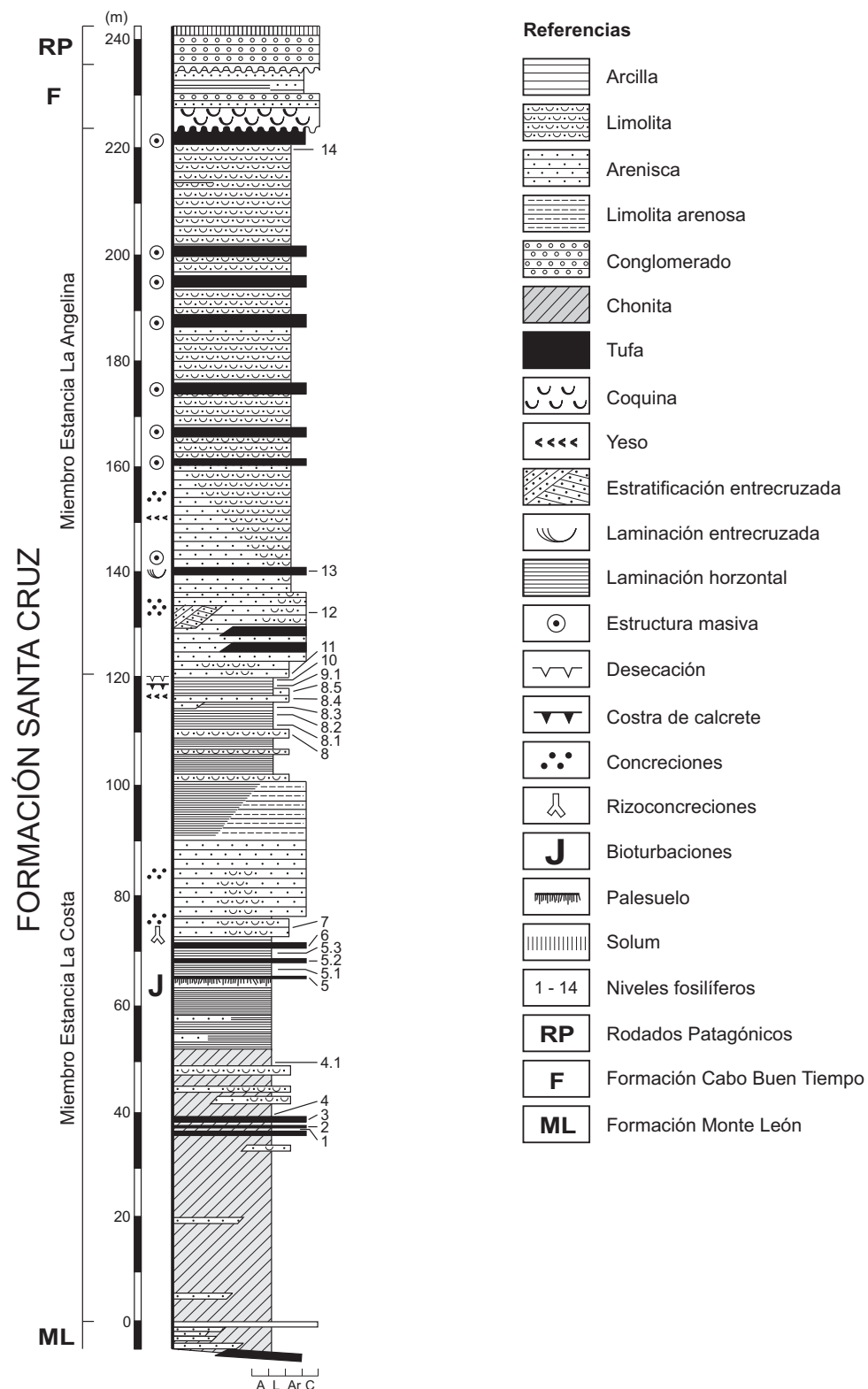


Figura 1.2. Columna estratigráfica de la Formación Santa Cruz. Modificada de Vizcaíno *et al.* (2010).

69° 04' de longitud oeste, unos 12 km al sur de ELC. El área de exposición es de aproximadamente 3 km en sentido norte-sur y entre 300 y 400 m en sentido este-oeste.

La selección de estas cuatro localidades (ANF, ELC, PLC, CS) está relacionada con la breve expansión temporal que representarían (Perkins *et al.*, 2012; Kay *et al.*, 2012). Los niveles fosilíferos 1-7 (Figura 1.2) propuestos por Tauber (1994) para esta parte de la costa podrían ser correlacionados (Perkins *et al.*, 2012) y la fauna presente en este conjunto de localidades podría ser tratada como una única paleofauna (ver Kay *et al.*, 2012).

1.2.2. Fauna

Typotheria

Los ungulados nativos sudamericanos son un conjunto de taxones extintos que evolucionaron aisladamente en América del Sur durante el Cenozoico (Bond, 1986). Incluyen cinco grandes grupos: astrapoterios, pyroterios, xenungulados, litopternos y notoungulados (Patterson y Pascual, 1968; Simpson, 1980; Bond *et al.*, 1995). Sus relaciones filogenéticas con los ungulados actuales no son claras (Horovitz, 2004) y han sido poco exploradas (Billet, 2011). O'Leary *et al.* (2013), en un análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares, postularon una relación con los Afrotheria. Welker *et al.* (2015) los relacionaron con los perissodactyla modernos en base a secuencias de aminoácidos del colágeno.

Notoungulata es el grupo más abundante y diverso de los ungulados nativos y se conoce para la mayor parte del Cenozoico (Simpson, 1936; Patterson y Pascual, 1968; Cifelli, 1985; Croft, 1999; Billet, 2011). Los notoungulados contienen dos grupos monofiléticos principales: Toxodontia y Typotheria (Billet, 2010). Los Toxodontia incluyen animales grandes que recuerdan a hipopótamos o rinocerontes (Croft, 1999), mientras que los Typotheria están compuesto por animales pequeños a medianos muy diferentes a los ungulados actuales, comparables a roedores, lagomorfos e incluso mustélidos (Ameghino, 1889; Cope, 1897; Sinclair, 1909; Bond *et al.*, 1995; Croft, 1999; Elissamburu, 2004; Elissamburu y Vizcano, 2004; Croft y Anderson, 2008; Cassini *et al.*, 2012a).

En los afloramientos de la Formación Santa Cruz se encuentran representantes

de cuatro géneros pertenecientes a dos familias de Typotheria: *Protypotherium* e *Interatherium* (Interatheriidae), *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* (Hegetotheriidae). Su masa corporal adulta ha sido estimada entre 1 y 10 Kg, según los géneros. Cassini *et al.* (2012a,b) reportaron una masa de entre 3.8 y 7.73 Kg para *Protypotherium*, 2.38 Kg para *Interatherium*, 7.71 Kg para *Hegetotherium* y 2.13 Kg para *Pachyrukhos*.

Los tipoterios han sido tradicionalmente considerados herbívoros con hábitos pastadores (Scott, 1913; Bond, 1986; Tauber, 1997). Townsend y Croft (2008), analizando el microdesgaste de los molares, postularon que *Protypotherium* podría haber sido un ramoneador que consumía hojas y frutos blandos. McCoy y Norris (2012) estudiaron la dentadura y estructura craneal de *Hegetotherium* y postularon que concuerdan con las características de mamíferos que se alimentan perforando madera para extraer larvas. Cassini (2013) concluyó que *Protypotherium* e *Interatherium* habrían sido predominantemente pastadores, mientras que *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* habrían tenido una alimentación mixta.

En cuanto a su modo de locomoción, Sinclair (1909) caracterizó a los dos Hegetotheriidae santacrucenses como saltadores y a los dos Interatheriidae como cursoriales. En un estudio de proporciones anatómicas con importancia funcional en los miembros, Elissamburu (2004) reconoció como cavadores a *Hegetotherium* e *Interatherium* y como cavadores ocasionales a *Pachyrukhos* y *Protypotherium*. Croft y Anderson (2008) señalaron que *Protypotherium* habría sido un mamífero generalizado terrestre con tendencia a la cursorialidad, mientras que *Interatherium* habría sido mas parecido a un mustélido y probablemente más fosorial (*sensu* Elissamburu, 2004), pero no cursorial. Cassini *et al.* (2012a) caracterizaron a los tipoterios santacrucenses como gráciles y ágiles en comparación con el resto de los ungulados santacrucenses. Para estos autores, *Pachyrukhos* habría sido el más ágil y rápido, seguido de *Hegetotherium* (probable cavador ocasional) y *Protypotherium*, siendo *Interatherium* un posible cavador ocasional con la capacidad de nadar y trepar.

Caviomorpha

El orden Rodentia es el grupo más diverso de Mammalia, conteniendo cerca del 42 % de las especies de esta Clase (Honeycutt, 2009).

Estudios filogenéticos recientes (Blanda-Kanfi *et al.*, 2009; Honeycutt, 2009)

reconocen tres grandes clados para el orden, el grupo de las ardillas (=Sciuromorpha *sensu* Honeycutt, 2009), otro que incluye las ratas, ratones y formas afines (incluyendo Castorimorpha, Myomorpha y Anomaluromorpha *sensu* Honeycutt, 2009) y los Ctenohystrica, que incluyen a los Ctenodactylidae y a los Hystricognathi. Algunos se refieren a los Ctenohystrica como Hystricomorpha (e. g. Honeycutt, 2009). Sin embargo, Upham y Patterson (2015) prefieren el término Ctenohystrica (Huchon *et al.*, 2000) para evitar confusiones con la condición hystricomorpha de los músculos masetéricos (carácter no compartido por todos los miembros del grupo) .

En América del Sur, los Hystricognathi están representados por los Caviomorpha (o Hystricognathi del Nuevo Mundo), que incluyen a todos los roedores endémicos de este continente (Wood y Patterson, en Wood, 1955). El término “caviomorfos” fue por muchos años un término informal pero actualmente se considera un grupo monofilético en base a datos moleculares y morfológicos, lo que indicaría una única invasión de ancestros africanos representados actualmente por los Phiomorpha (Huchon y Douzery, 2001; Honeycutt, 2009; Antoine *et al.*, 2012).

Entre los Caviomorpha se reconocen cuatro clados principales, los cuales son identificados, tanto en las propuestas sistemáticas tradicionales como en los análisis cladísticos más recientes, como superfamilias: Erethizontoidea (puerco espines), Octodontoidea (ratas espinosas, coruros, coipos, ratas chinchillas y hutías), Chinchilloidea (chinchillas, vizcachas, pacaranas) y Cavoidea (agutíes, cuises, maras, capybaras) (Huchon y Douzery, 2001; Blanga-Kanfi *et al.*, 2009; Fabre *et al.*, 2012). Durante gran parte del Cenozoico (desde el Eoceno medio en Perú y el Oligoceno temprano en Chile; Flynn *et al.*, 2003; Antoine *et al.*, 2012), los caviomorfos evolucionaron en aislamiento en América del Sur desarrollando una importante diversidad taxonómica. En el Mioceno temprano de la Formación Santa Cruz ya estaban representadas las cuatro superfamilias señaladas, lo que permite evaluar comparativamente los roedores santacrucenses y vivientes dentro de los mismos niveles taxonómicos (Candela *et al.*, 2012).

En términos taxonómicos, se conoce una importante diversidad (20 géneros *sensu* Scott, 1905) de caviomorfos en la Formación Santa Cruz (ver Ameghino, 1887; Scott, 1905; Candela, 2000; Pérez, 2010). Como no se conoce el postcráneo de todos, en esta tesis serán tratados cinco de estos géneros de los cuales se cuenta con

restos craneales y postcraneales claramente asociados y en buenas condiciones de preservación: *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys* (Cavioidea), *Perimys* (Chinchilloidea) y *Steiromys* (Erethizontoidea).

Candela *et al.* (2012) reportaron una masa media de aproximadamente 14 kg para *Steiromys duplicatus*, de casi 3 kg para *Eocardia fissa* y de alrededor de 7.5 kg para *Neoreomys australis*. *Schistomys* tiene un tamaño similar a *Eocardia* y las especies de *Perimys* varían mucho en tamaño, desde más pequeñas que *Eocardia* hasta tamaños similares a *Neoreomys australis*.

Con respecto a la dieta, Candela *et al.* (2012) propusieron para *Steiromys duplicatus* una dieta de elementos más duros y abrasivos que la de los puercoespines actuales (la cual incluye frutas, semillas y hojas); para *Neoreomys australis* una dieta de elementos de mayor dureza que los consumidos por *Dasyprocta* (que también incluye frutas, semillas y hojas) y para *Eocardia fissa* una dieta similar a *Dolichotis* y *Pediolagus* (que incluye pastos y hierbas).

Candela *et al.* (2012) postularon que el puercoespín *Steiromys duplicatus* habría sido una forma semiarborícola, similar al viviente *Erethizon dorsatum*; *Neoreomys australis* habría sido cursorial, más similar a la especie viviente *Agouti paca* (Agoutidae) que a las especies de *Dasyprocta*, probablemente con cierta habilidad para nadar; los eocárdidos habrían sido ágiles cursoriales con hábitos locomotores similares a los del cávido viviente *Pediolagus salinicola*.

1.2.3. Paleobiología

Siguiendo la definición brindada en la sección 1.1, con los estudios paleobiológicos se intenta entender el modo de vida de los organismos en el pasado, existiendo diferentes aproximaciones para este tipo de estudios. Tres de las principales herramientas utilizadas en un análisis paleobiológico son: la morfología funcional, la biomecánica y la ecomorfología.

Vizcaíno *et al.* (2016), basándose en Plotnick y Baumiller (2000), brindaron las siguientes definiciones que se utilizaran en esta tesis: “la **morfología funcional** analiza de qué manera la forma causa, permite o restringe las funciones que puede realizar un organismo; la **biomecánica** analiza las relaciones entre forma y función de los organismos utilizando los principios de la física y la ingeniería; finalmente,

la **ecomorfología** analiza la variación de forma en relación con el ambiente, la ontogenia y la filogenia”. Estas tres herramientas no funcionan aisladamente sino que muchas veces se complementan. Por ejemplo, en un análisis de morfología funcional frecuentemente se realizan inferencias basadas en aspectos biomecánicos.

Para realizar un análisis de morfología funcional (=morfofuncional) es necesario diferenciar los conceptos de rasgo, forma, función, facultad y rol biológico. Bock y von Wahlert (1965) brindaron las siguientes definiciones para estos conceptos: un **rasgo** es una parte de un organismo, incluyendo morfología, comportamiento y fisiología; la **forma** es la apariencia, configuración, composición, etc., del rasgo; la **función** es lo que un rasgo hace o cómo funciona; la **facultad** es la combinación de una forma y su función particular, llamado “complejo forma-función”, o lo que un rasgo es capaz de hacer en la vida de un organismo; el **rol biológico** se refiere a cómo el organismo utiliza una facultad durante su vida en el contexto de su ambiente.

Tanto en la morfología funcional como en la ecomorfología se pueden utilizar organismos vivientes como muestra de comparación para hacer inferencias sobre organismos extintos. En algunos casos es conveniente utilizar taxones relacionados filogenéticamente para entender las homologías de los diferentes rasgos analizados. Hay otros casos en los que las especies vivientes tienen morfologías extremadamente diferentes a las extintas, por lo que resultan inadecuadas como modelo de comparación y es preferible utilizar analogías en lugar de homologías (ver Shockey *et al.*, 2007). Estos “análogos actuales” son organismos que pueden tener forma y tamaño similar a los del objeto de estudio aunque no se deba a ancestralidad común. En el caso de esta tesis, los roedores pueden compararse con los roedores vivientes, pero para los tipoterios hay que buscar análogos que ayuden en las interpretaciones. Los análogos actuales que se utilizarán en las comparaciones con los tipoterios son roedores y carnívoros de tamaño similar, por sus semejanzas morfológicas.

Distintos aspectos de la paleobiología de tipoterios y caviomorfos santacrucenses han sido estudiados por varios autores: estimaciones de masa corporal (Croft, 2000; Candela y Picasso, 2008; Pérez, 2010; Elissamburu, 2012; Candela *et al.*, 2012; Cassini *et al.*, 2012b), estudios del aparato masticatorio (Townsend y Croft, 2008; Candela *et al.*, 2012; Cassini *et al.*, 2012a; McCoy y Norris, 2012; Cassini, 2013) y estudios del aparato locomotor. Estos últimos relacionan la morfología postcraneal con el uso y

preferencia de sustrato y son de particular importancia en el contexto de esta tesis. El uso y preferencia de sustrato en tipoterios santacrucenses fue abordada por Sinclair (1909), Elissamburu (2004), Croft y Anderson (2008) y Cassini *et al.* (2012a). En el caso de los caviomorfos santacrucenses los únicos estudios son los de Candela y Picasso (2008) y Candela *et al.* (2012).

1.3. Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Contribuir a la comprensión integral de la paleoecología de la biota de Edad Santacrucense (Mioceno temprano), en base a trabajo de campo con control estratigráfico y estudios morfofuncionales detallados, considerando el contexto filogenético de los grupos estudiados.

Objetivos específicos

1. Realizar un estudio de la variabilidad morfológica del esqueleto apendicular de tipoterios y roedores de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior alto, Patagonia)
2. Realizar estudios de forma y función sobre uso del sustrato (trepador, corredor, cavador, etc.).
3. Generar hipótesis sobre el uso diferencial del ambiente por los mamíferos dentro del rango de tamaño estudiado.

Hipótesis de trabajo

Hipótesis general

- Existió una partición de nicho entre los mamíferos euterios herbívoros generalizados de tamaño pequeño a mediano (tipoterios y roedores) explicada

por el uso diferencial del espacio que indica diferencias en el tipo de locomoción y uso del sustrato.

Hipótesis particulares

- *Neoreomys* fue generalizado con probables capacidades nadadoras, similar a *Cuniculus paca*.
- *Eocardia* fue corredor, similar a *Pediolagus salinicola*.
- *Schistomys* fue corredor.
- *Perimys* tuvo hábitos similares a los de los chinchíllidos vivientes, con capacidad de moverse de manera ágil y realizar saltos.
- *Steiromys* fue un trepador.
- *Protypotherium* fue corredor y cavador ocasional.
- *Interatherium* no tuvo ninguna especialización, pudiendo haber nadado, trepado y tal vez cavado con facilidad.
- *Hegetotherium* fue cavador.
- *Pachyrukhos* fue corredor, probablemente cavador ocasional.

Capítulo 2

Materiales

2.1. Acrónimos

AMNH	—	American Museum of Natural History, New York, USA.
CNP	—	Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Argentina.
MACN	—	Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina.
FMNH	—	Field Museum of Natural History, Chicago, USA.
MCN	—	Museu de Ciencias Naturais, Porto Alegre, Brasil.
MLP	—	Museo de La Plata, La Plata, Argentina.
MMP	—	Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, Argentina.
MPM	—	Museo Regional Provincial “Padre M. J. Molina”, Río Gallegos, Argentina.
YPM	—	Yale Peabody Museum, Princeton University, New Haven, USA.

2.2. Especímenes

2.2.1. Fósiles

Los análisis se centraron en los materiales más completos y mejor preservados para facilitar la comparación con los especímenes actuales y minimizar el error en los análisis morfogeométricos. La muestra quedó constituida por un total de 126 especímenes: 100 *Typotheria* y 26 *Caviomorpha*. La mayoría de los especímenes elegidos presentan, además de los restos de postcráneo analizados en esta tesis, restos de cráneo y/o mandíbula que permitieron realizar determinaciones taxonómicas confiables. También se incluyeron materiales representados únicamente por restos postcraneales cuando su calidad era adecuada y permitían una determinación a nivel genérico. En el marco de los proyectos en los cuales se encuentra enmarcada esta tesis, estudios exhaustivos sobre el estatus sistemático de los géneros *Interatherium* e *Icochilus* (además de otros *Interatheriinae*) están siendo llevados a cabo por el grupo de investigación, incluyendo una tesis de Licenciatura (Fernández, 2015) y una tesis doctoral (Fernández, En curso), en las cuales se señala la validez de ambos géneros. Sin embargo, considerando el carácter inédito de esos trabajos y la extrema semejanza en el postcráneo de estos dos géneros, se prefirió mantener el esquema clásico de Sinclair (1909), incorporando los materiales referidos a *Icochilus* del MACN a la muestra de *Interatherium*.

Typotheria

Interatherium

Icochilus extensus

MACN-A 9740-9742 Mandíbula. Húmero y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Corriguen - Kaik.

MACN-A 9743-9775 Mandíbula. Escápula, húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Corriguen - Kaik.

Icochilus robustus

MACN-A 3456-3505 Cráneo y mandíbula. Húmero y calcáneo (y más en sedimento). Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Monte Observación.

MACN-A 9821-9823 Mandíbula. Húmero y fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Monte Observación.

MACN-A 9824-9831 Cráneo y mandíbula. Escápula. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Corriguen - Kaik.

Icochilus senilis

MACN-A 3596-3630 Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, radio, ulna y fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Monte Observación.

Icochilus sp.

AMNH 9483 Cráneo y mandíbula. Ulna y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Río Gallegos.

Interatherium excavatum

YPM-PU 15043 Cráneo y mandíbula. Pelvis y fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15146 Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero y radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Interatherium excavatus

FMNH P 12915/FMNH P 13239 Cráneo y mandíbula. Esqueleto completo articulado. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia La Angelina.

Interatherium extensum

YPM-PU 15041 Cráneo y mandíbula. Escápula, ulna, pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Interatherium robustum

YPM-PU 15036 Cráneo y mandíbula. Escápula y húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15100 Cráneo y mandíbula. Húmero, radio, ulna, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15300 Cráneo y mandíbula. Radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15348 Cráneo y mandíbula. Esqueleto articulado. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15401 Cráneo y mandíbula. Esqueleto montado con una parte reconstruida. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Patagonia.

Interatherium sp.

AMNH 9129 Húmero y radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Cañadón de Las Vacas.

AMNH 9220 Cráneo. Tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Estancia de Halliday.

AMNH 9557 Radio, ulna, pelvis, fémur, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Río Gallegos.

MPM-PV 15066 Húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 17442 Escápula, húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 17447 Cráneo y mandíbula. Húmero, radio, pelvis y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 17450 Cráneo y mandíbula. Tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 3469 Cráneo y mandíbula. Radio, ulna y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Estancia La Costa.

MPM-PV 3471 Cráneo y mandíbula. Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Anfiteatro.

MPM-PV 3527 (Lámina 1) Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Anfiteatro.

MPM-PV 3539 Mandíbula. Radio, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Estancia La Costa.

MPM-PV 3672 Cráneo y mandíbula. Húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 3694 Cráneo. Escápula, húmero, pelvis, fémur, tibia y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Anfiteatro.

MPM-PV 4247 Cráneo y mandíbula. Radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 4263 Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 4312 Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, radio, y Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

YPM-PU 15095 Fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

YPM-PU 15133 Cráneo. Pelvis. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15285 Pelvis, tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

YPM-PU 15286 Húmero, ulna y radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Protypotherium

Protypotherium attenuatum

AMNH 9187 Cráneo y mandíbula. Húmero, ulna, radio, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: 15 millas al sur de Monte León.

YPM-PU 15341 Húmero (en préstamo, no se observó). Ulna, radio, fémur (en préstamo, no se observó), tibia, y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15649 Cráneo y mandíbula. Ulna, radio y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

Protypotherium australe

AMNH 9149 Cráneo y mandíbula. Húmero, ulna, radio, fémur, tibia, y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Cañón Las Vacas.

AMNH 9221 Pelvis y tibia. Horizonte y localidad: Estancia de Halliday, Río Gallegos.

FMNH P 13043 Ulna. Horizonte y localidad: sin datos.

FMNH P 13235 Cráneo. Húmero, ulna, tibia y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia La Angelina, 12 millas al norte de Cabo Buen Tiempo.

MACN A 3887 - 3090 Mandíbula. Húmero y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Sehuen.

MACN A 3901 Cráneo y mandíbula. Fémur, tibia y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Sehuen.

MACN A 3907 - 3909 Mandíbula. Ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Sehuen.

YPM-PU 15340 Mandíbula. Pelvis, fémur (en préstamo, no se observó) y tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15404 Mandíbula. Fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15543 Fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia de Halliday.

YPM-PU 15588 Tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15643 Cráneo. Pelvis, fémur, tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia de Halliday.

YPM-PU 15659 Radio, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15828 Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero (en préstamo, no se observó), radio, ulna, pelvis, fémur (no se observó), tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15892 Húmero, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia de Halliday.

AMNH 9566 (Tachado y corregido a *Protypotherium attenuatum*) Cintura pélvica y miembros posteriores articulados en sedimento. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz.

Protypotherium furculosum

MACN A 3970 - 3976 Cráneo y mandíbula. Húmero y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Monte Observación.

Protypotherium praerutilum

AMNH 9486 Cráneo. Esqueleto incompleto en sedimento. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

MACN A 1763 - 1775 Cráneo. Fémur, tibia y húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz.

MACN A 3927 - 3943 Cráneo y mandíbula. Ulna, radio y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Sehuen.

MACN A 9601 - 9611 Cráneo. Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Monte Observación.

YPM-PU 15161 Pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15362 Pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15364 Radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15386 Pelvis, fémur, tibia, húmero y radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Protypotherium sp.

YPM-PU 15386 Pelvis, fémur, tibia, húmero y radio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

AMNH 9246 Cráneo. Pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

AMNH 9286 Cráneo y mandíbula. Ulna, pelvis, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

AMNH 9560 Tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, costa cerca de Cabo Buen Tiempo.

AMNH 9562 Dos Cráneos. Ulna, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz.

AMNH 9567 Mandíbula. Húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia de Halliday.

FMNH P 13237 Mandíbula. Húmero, radio, ulna y pelvis. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia de Halliday.

MPM-PV 15064 Cráneo y mandíbula. Húmero, radio, ulna, pelvis, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Estancia La Costa.

MPM-PV 3583 Cráneo y mandíbula. Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 4214 Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 4336 (Lámina II) Cráneo y mandíbula. Escápula, radio, ulna, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 4337 Cráneo. Húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

YPM-PU 15339 Mandíbula. Ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

Hegetotherium

Hegetotherium mirabile

FMNH P 13194 Cráneo y mandíbula. Pelvis, fémur, tibia, húmero, ulna, pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia La Costa.

FMNH P 15333 Fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

FMNH PM 1257 Pelvis, fémur, tibia, ulna, pelvis, fémur, tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 3 millas al sur de Coy Inlet.

MACN A 9895 - 9908 Cráneo. Húmero, radio, ulna, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Corriguen - Kaik.

MACN A 9911 - 9913 Cráneo y mandíbula. Pelvis. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, La Cueva.

YPM-PU 15093 Pelvis, fémur, y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15176 Cráneo. Húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Cabo Buen Tiempo.

YPM-PU 15298 Mandíbula. Tibia y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

YPM-PU 15392 Mandíbula. Tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

YPM-PU 15431 Cráneo y mandíbula. Fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15432 Mandíbula. Pelvis y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

YPM-PU 15542 Cráneo y mandíbula. Húmero, radio, ulna, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

Hegetotherium sp.

YPM-PU 15886 Húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

MPM-PV 4172 Cráneo y mandíbula. Radio, ulna, fémur, tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 4173 (Lámina III) Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

Pachyrukhos

Pachyrukhos moyani

AMNH 9283 Cráneo y mandíbula. Esqueleto articulado en sedimento, sin autopodio. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

AMNH 9285 Radio, ulna, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

AMNH 9481 Cráneo y mandíbula. Esqueleto articulado en sedimento. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

FMNH P 12994 Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, pelvis y fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

MACN A 279 - 296 Cráneo. Fémur, tibia, húmero, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz.

YPM-PU 15743 (Lámina IV)Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, radio, ulna, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 4 millas al este de Killik Aike.

Pachyrukhos sp.

AMNH 9242 Cráneo. Cintura pélvica y miembros posteriores articulados en sedimento. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

AMNH sin número Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Estancia Felton, Río Gallegos.

Caviomorpha

Neoreomys

Neoreomys australis

YPM-PU 15104 Cráneo y mandíbula. Pelvis y miembros posteriores. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

YPM-PU 15394 Cráneo y mandíbula. Ulna y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

YPM-PU 15960 Diente. Escápula. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

Neoreomys sp.

MPM-PV 17446 Cráneo. Tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 17449 Mandíbula. Tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Anfiteatro.

MPM-PV 3520 Mandíbula. Húmero. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Anfiteatro.

MPM-PV 3521 (Lámina v)Cráneo. Escápula, húmero, radio, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Anfiteatro.

MPM-PV 4342 Cráneo y mandíbula. Tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

Eocardia*Eocardia excavata*

YPM-PU 15211 Mandíbula. Escápula, húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

Eocardia fissa

MPM-PV 3683 (Lámina VI) Cráneo y mandíbula. Ulna, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

Eocardia montana

YPM-PU 15385 Cráneo. Húmero, radio, ulna, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

Eocardia perforata

YPM-PU 15463 Cráneo y mandíbula. Húmero, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Coy Inlet.

Schistomys*Schistomys ellipticus*

YPM-PU 15648 (Lámina VII) Cráneo (en préstamo, no se observó) y mandíbula. Húmero, radio, ulna, pelvis, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

Schistomys erro

YPM-PU 15383 Cráneo. Tibia, astrágalo y calcáneo articulados en sedimento. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Killik Aike.

Perimys

Perimys onustus

MACN A 10158 Cráneo. Ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Corriguen - Kaik.

Perimys puellus

YPM-PU 15284 Cráneo y mandíbula. Húmero, radio, ulna y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

Perimys scalaris

YPM-PU 15063 Mandíbula. Esqueleto articulado en sedimento, radio y ulna. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, 10 millas al sur de Coy Inlet.

Perimys sp.

MPM-PV 15040 Mandíbula. Escápula. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 15053 Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, radio, ulna, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 17443 (Lámina VIII) Cráneo y mandíbula. Húmero, radio, ulna, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Cañadón Silva.

MPM-PV 3684 Cráneo. Fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 3689 Cráneo y mandíbula. Fémur. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Anfiteatro.

Steiromys

Steiromys curtus

MACN A 10055 - 10078 Cráneo y mandíbula. Húmero, radio, ulna, fémur, tibia y astrágalo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Corriguen Kaik.

Steiromys duplicatus

YPM-PU 15156 Tibia, astrágalo y calcáneo. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, cinco millas al sur de Coy Inlet.

Steiromys sp.

MPM-PV 17444 (Lámina IX) Cráneo y mandíbula. Escápula, húmero, pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

MPM-PV 17445 Cráneo y mandíbula. Pelvis, fémur y tibia. Horizonte y localidad: Formación Santa Cruz, Miembro Estancia La Costa, Puesto Estancia La Costa.

2.2.2. Actuales

La muestra de comparación para el estudio de los roedores extinguidos se constituye exclusivamente de roedores actuales. Para el caso de los tipoterios, además de diferentes grupos de roedores se sumaron otros órdenes de mamíferos, principalmente carnívoros. La muestra está compuesta por 78 especímenes pertenecientes a 46 géneros actuales de siete órdenes diferentes. La mayoría está distribuida entre Rodentia (18) y Carnivora (19), pero también se agregaron los tres Hyracoidea vivientes, un Lagomorpha, dos Primates (como representantes de un orden especializado en trepar), dos Artiodactyla (como representantes de todo un orden especializado en correr) y un Didelphimorphia (Marsupialia) como grupo externo. Todos los especímenes fueron observados y utilizados para las descripciones comparativas, pero aquellos señalados en negrita además fueron digitalizados con el escáner laser 3D y formaron parte de los análisis de morfometría geométrica. En total se digitalizaron 644 elementos óseos de mamíferos actuales. Esta muestra digitalizada se compone de un espécimen por especie debido al tiempo necesario para el registro y post-proceso de cada elemento óseo (ver sección 3.2.5). Debido a que en los análisis de esta tesis se buscaron patrones generales y comparando siete órdenes diferentes de Mammalia, se consideró que se podía prescindir de la variabilidad intraespecífica.

Hystrix cristata (Rodentia): **MACN 5.51**.

Lagidium viscacia (Rodentia): MACN 44.25; **MLP 29.XII.00.3**; MLP 2021.

Chinchilla chinchilla (Rodentia): MACN 45.11; **MACN 13037**.

Lagostomus maximus (Rodentia): **MLP 27.IV.95.1**; MACN 48.85.

Capromys pilorides (Rodentia): **AMNH 35768**; AMNH 41054.

Myocastor coypus (Rodentia): **MLP 09.IX.97.02**; MLP 1172.

Dactylomys dactylinus (Rodentia): **YPM MAM 1391**.

Ctenomys australis (Rodentia): **MLP 7.XI.95.7**.

Dasyprocta azarae (Rodentia): **CNP 790**; **CNP 896**.

Cuniculus paca (Rodentia): **MMP Ma 22**; **MACN 49.396**.

Hydrochoerus hydrochaeris (Rodentia): MACN 31.18; **MACN 43.43**; MACN 14038.

Pediolagus salinicola (Rodentia): **MLP 1081**.

Dolichotis patagonum (Rodentia): MLP 208; **MLP 252**; MLP 236; MLP 275.

Cavia aperea (Rodentia): **MLP 15.II.96.49**.

Microcavia australis (Rodentia): **MACN 34.7**; MLP 7.IV.99.7.

Coendou spinosus (Rodentia): **MCN 2586**; **MCN 2680**; **MCN 2681**.

Cynomys ludovicianus (Rodentia): **FMNH 58998**.

Sciurus carolinensis (Rodentia): **YPM MAM 10991**.

Lepus callotis (Lagomorpha): **MLP 1082**.

Cebus apella (Primates): **MLP 18.XI.99.8**.

Daubentonia madagascariensis (Primates): **AMNH-M-185643**; **MACN 12.16**.

Pudu puda (Artiodactyla): **MACN 47.219**.

Moschiola meminna (Artiodactyla): **MACN 21.970**.

Leopardus geoffroyi (Carnivora): **MLP 27.XII.01.15**.

Arctictis binturong (Carnivora): **MACN 43.67**.

Civettictis civetta (Carnivora): **FMNH 108174**; **FMNH 57520**.

Genetta genetta (Carnivora): **FMNH 57396**.

Ichneumia albicauda (Carnivora): **YPM MAM 5463**.

Suricata suricatta (Carnivora): **FMNH 101744**; **FMNH 129393**; **FMNH 153722**; **FMNH 180674**.

Cryptoprocta ferox (Carnivora): **FMNH 5655**; **FMNH 161707**.

Crocuta crocuta (Carnivora): **MACN 6.12**.

Nandinia binotata (Carnivora): **AMNH 35440**.

Ailurus fulgens (Carnivora): **AMNH 119474**; **AMNH 146778**.

Lontra longicaudis (Carnivora): **MLP 1959**.

Galictis cuja (Carnivora): **MLP 2020.**

Gulo gulo (Carnivora): **FMNH 151027.**

Meles meles (Carnivora): **MACN 5.36.**

Nasua nasua (Carnivora): **MACN 5.12**; MACN 33.269.

Procyon cancrivorus (Carnivora): **MLP 2110.**

Potos flavus (Carnivora): **MLP 1740.**

Conepatus chinga (Carnivora): **MLP 1.II.95.1.**

Lycalopex gymnocercus (Carnivora): **MLP 1896**; MLP 1903.

Dendrohyrax arboreus (Hyracoidea): AMNH 53814; **AMNH 187789.**

Heterohyrax brucei (Hyracoidea): AMNH 82103; AMNH 187795; AMNH 187796;
AMNH 187797

Procavia capensis (Hyracoidea): AMNH 53777; **AMNH 53781**; AMNH 184991;
AMNH 184992

Didelphis albiventris (Didelphimorphia): **MLP 22.III.00.2.**

Capítulo 3

Metodología

3.1. Categorías: preferencia y uso de sustrato

Los estudios del esqueleto apendicular que buscan correlación entre forma y función generalmente clasifican a las especies en categorías locomotoras. Sin embargo, hay mucha controversia acerca de categoría, o categorías, en la que cada animal debería ser clasificado y sobre qué categorías deberían utilizarse. Muchas veces los términos usados no son equivalentes, algunos se refieren a los modos de locomoción, mientras que otros señalan el tipo principal de sustrato en el que habita el organismo o las actividades que realiza en relación al sustrato. Miljutin (2009) se refirieron a este problema como un uso lógicamente incorrecto de la tipología de estrategias ecológicas, a veces mezclando términos esencialmente diferentes (e. g., acuático y fosorial en lugar de acuático y subterráneo para hábitat).

Toledo *et al.* (2012) propusieron dos tipos de clasificaciones, diferenciando preferencia de sustrato (arborícola, terrestre, etc.) y uso de sustrato (trepar, cavar, nadar, etc.), señalando que las categorías de preferencia de sustrato son usadas frecuente e incorrectamente como categorías locomotoras.

Vizcaíno *et al.* (2016) explicaron más extensamente estas diferencias y definieron **preferencia de sustrato** como el tipo de sustrato en el que un organismo habita y desempeña sus actividades y **uso de sustrato** como las diferentes maneras en que un organismo se relaciona con uno o más tipos de sustrato, en algunos casos modificándolo activamente. Estos autores señalaron que los principales usos de sustrato son: locomoción (el animal utiliza el sustrato para el desplazamiento), refugio

(utiliza el sustrato para guarecerse) y obtención de alimento (el organismo utiliza el sustrato como medio para alimentarse o incluso como alimento), advirtiendo que no son mutuamente excluyentes y muchas especies combinan algunas de estas actividades. Otra manera de subdividir los usos de sustrato puede ser: con desplazamiento espacial y sin desplazamiento espacial. Sin embargo, estas categorías tampoco serían totalmente excluyentes, pues, por ejemplo, algunos organismos cavan en un lugar y otros se desplazan cavando.

Siguiendo la propuesta de Toledo *et al.* (2012) y Vizcaíno *et al.* (2016) de diferenciar preferencia y uso de sustrato, se utilizó como criterio de clasificación el uso de sustrato. Se propusieron cinco categorías locomotoras y tres categorías vinculadas a la actividad de cavar, para luego ser combinadas en una clasificación de uso de sustrato mixta.

Categorías locomotoras:

nadador	— utilizan el nado como medio principal de locomoción
trepador	— trepan frecuentemente
saltador	— utilizan el salto como medio principal de locomoción
corredor	— corren frecuentemente
ambulatorio	— no tienen una clara actividad predominante, siguiendo en parte a Morgan y Álvarez (2013)

Categorías de cavado:

cavador	— cavan frecuentemente
cavador ocasional	— cavan esporádicamente
no cavador	— no cavan

Cavar es una actividad que requiere de la aplicación de grandes fuerzas para remover el sustrato y, por lo tanto, se espera que tenga relación con una morfología particular. Por esta razón, se agregó el hábito cavador como una categoría más entre las categorías locomotoras en la clasificación combinada. En la Tabla 3.3 se especifican las categorías locomotoras propuestas y el hábito cavador para cada especie viviente utilizada como comparación, así como la clasificación combinada que será utilizada en esta tesis. En la clasificación combinada, la categoría “ambulatorio” es reemplazada con “cavador” o “cavador ocasional”, según corresponda. En el Apéndice 1 se ofrece información sobre los datos ecológicos de las especies evaluadas, obtenida de Nowak y Paradiso (1983) y de diferentes contribuciones referidas a varias de estas especies (Taylor, 1972; McManus, 1974; Ximenez, 1975; Jones, 1978; Lotze y Anderson, 1979; Olds y Shoshani, 1982; Roberts y Gittleman, 1984; Köhncke y Leonhardt, 1986; Mones y Ojasti, 1986; Ford y Hoffmann, 1988; Pérez, 1992; Woods *et al.*, 1992; Best y Henry, 1993; Koprowski, 1994; van Staaden, 1994; Pasitschniak-Arts y Larivière, 1995; Ray, 1995; Hoogland, 1996; Jackson *et al.*, 1996; Gompper y Decker, 1998; Larivière, 1999; Barry y Shoshani, 2000; Campos *et al.*, 2001; Larivière y Calzada, 2001; Tognelli *et al.*, 2001; Justo *et al.*, 2003; Yensen y Tarifa, 2003; Dunnum y Salazar-Bravo, 2004; Spotorno *et al.*, 2004; Barthelmess, 2006; Lee Jr *et al.*, 2006; Lucherini y Vidal, 2008; Dragoo y Sheffield, 2009), así como algunas clasificaciones de diferentes aproximaciones realizadas para parte de la muestra de mamíferos vivientes elegida (Taylor, 1974; Croft y Anderson, 2008; Morgan, 2009; Ercoli *et al.*, 2012; Morgan y Álvarez, 2013; Álvarez *et al.*, 2013). La asignación a cada uso de sustrato se hizo de acuerdo a la información disponible en la literatura mencionada mostrada en el Apéndice 1.

Género	Order	Locomoción	Hab. Cav.	COMB.
<i>Hystrix</i>	Rodentia	ambulatorio	cav. ocasional	cav. ocasional
<i>Lagidium</i>	Rodentia	saltador	no-cav.	saltador
<i>Chinchilla</i>	Rodentia	saltador	no-cav.	saltador
<i>Lagostomus</i>	Rodentia	ambulatorio	cavador	cavador

Sigue en la página siguiente.

Género	Order	Locomoción	Hab. Cav.	COMB.
<i>Capromys</i>	Rodentia	trepador	no-cav.	trepador
<i>Myocastor</i>	Rodentia	ambulatorio	cavador	ambulatorio
<i>Dactylomys</i>	Rodentia	trepador	no-cav.	trepador
<i>Ctenomys</i>	Rodentia	ambulatorio	cavador	cavador
<i>Dasyprocta</i>	Rodentia	corredor	no-cav.	corredor
<i>Cuniculus</i>	Rodentia	ambulatorio	cav. ocasional	cav. ocasional
<i>Hydrochoerus</i>	Rodentia	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio
<i>Pediolagus</i>	Rodentia	corredor	no-cav.	corredor
<i>Dolichotis</i>	Rodentia	corredor	no-cav.	corredor
<i>Cavia</i>	Rodentia	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio
<i>Microcavia</i>	Rodentia	ambulatorio	cav. ocasional	cav. ocasional
<i>Coendou</i>	Rodentia	trepador	no-cav.	trepador
<i>Cynomys</i>	Rodentia	ambulatorio	cavador	cavador
<i>Sciurus</i>	Rodentia	trepador	no-cav.	trepador
<i>Lepus</i>	Lagomorpha	corredor	no-cav.	corredor
<i>Cebus</i>	Primates	trepador	no-cav.	trepador
<i>Daubentonia</i>	Primates	trepador	no-cav.	trepador
<i>Pudu</i>	Artiodactyla	corredor	no-cav.	corredor
<i>Moschiola</i>	Artiodactyla	corredor	no-cav.	corredor
<i>Leopardus</i>	Carnivora	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio
<i>Arctictis</i>	Carnivora	trepador	no-cav.	trepador
<i>Civettictis</i>	Carnivora	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio
<i>Genetta</i>	Carnivora	trepador	no-cav.	trepador
<i>Ichneumia</i>	Carnivora	corredor	no-cav.	corredor
<i>Suricata</i>	Carnivora	ambulatorio	cavador	cavador
<i>Cryptoprocta</i>	Carnivora	trepador	no-cav.	trepador
<i>Crocuta</i>	Carnivora	corredor	no-cav.	corredor

Sigue en la página siguiente.

Género	Order	Locomoción	Hab. Cav.	COMB.
<i>Nandinia</i>	Carnivora	trepador	no-cav.	trepador
<i>Ailurus</i>	Carnivora	trepador	no-cav.	trepador
<i>Lontra</i>	Carnivora	nadador	no-cav.	nadador
<i>Galictis</i>	Carnivora	ambulatorio	cav. ocasional	cav. ocasional
<i>Gulo</i>	Carnivora	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio
<i>Meles</i>	Carnivora	ambulatorio	cavador	cavador
<i>Nasua</i>	Carnivora	trepador	no-cav.	trepador
<i>Procyon</i>	Carnivora	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio
<i>Potos</i>	Carnivora	trepador	no-cav.	trepador
<i>Conepatus</i>	Carnivora	ambulatorio	cav. ocasional	cav. ocasional
<i>Lycalopex</i>	Carnivora	corredor	no-cav.	corredor
<i>Dendrohyrax</i>	Hyracoidea	trepador	no-cav.	trepador
<i>Heterohyrax</i>	Hyracoidea	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio
<i>Procavia</i>	Hyracoidea	ambulatorio	cav. ocasional	cav. ocasional
<i>Didelphis</i>	Didelphimorphia	ambulatorio	no-cav.	ambulatorio

Tabla 3.3. Uso de sustrato de las especies vivientes (se indica solo el género). **Hab. Cav.**, hábito cavador; **COMB.**, categoría de uso de sustrato combinada

3.2. Mallados tridimensionales

3.2.1. Método

Siete huesos del esqueleto apendicular fueron digitalizados con un escáner láser 3D *NextEngine* (Figura 3.1) y el software asociado *Scanstudio* versión 2.0.2, que también se utilizó para la primera etapa de post-proceso. Estos huesos incluyeron: escápula, húmero, radio, ulna, hueso coxal, fémur y tibia. El post-proceso se continuó en *Meshlab* versión 1.3.3 (Cignoni *et al.*, 2008) hasta obtener mallados limpios y de lateralidad derecha (espejando los izquierdos). Para las capturas de las figuras se utilizó el complemento *Radiance scaling* desarrollado por Granier *et al.* (2012) para *Meshlab*. Con esta herramienta se mejora la visualización de las convexidades y concavidades del modelo tridimensional, facilitando la visualización de los detalles. En total se digitalizaron 833 elementos: 189 piezas de la muestra fósil y 644 de la actual.

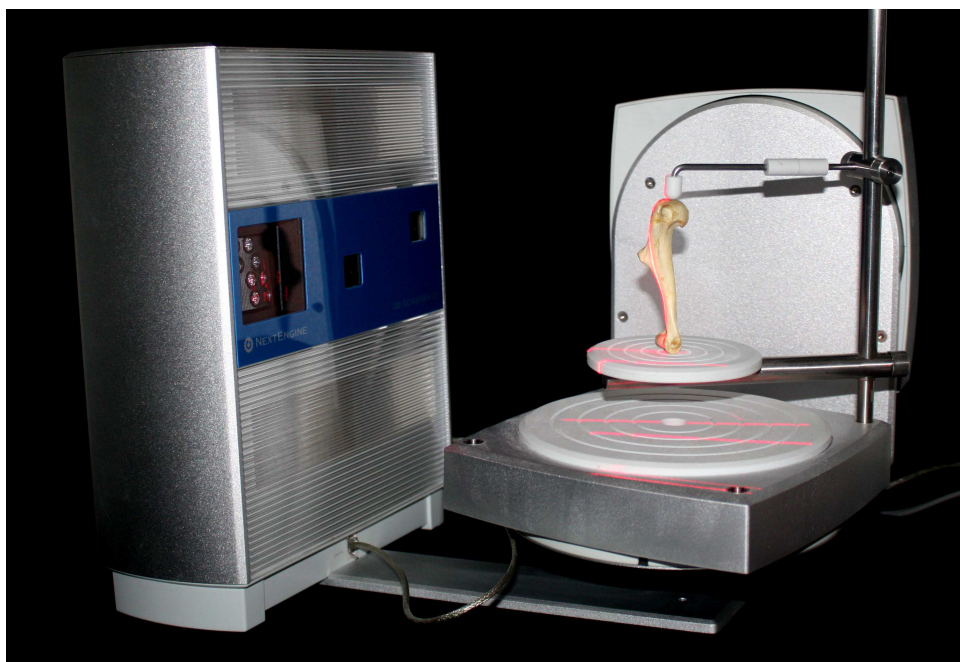


Figura 3.1. Escáner láser 3D *NextEngine* escaneando un húmero de *Myocastor coypus*.

3.2.2. Composición de una colección virtual

Cabe destacar que cuando se trabaja con modelos 3D, se genera una colección virtual, formada por las representaciones digitales de los huesos escaneados. En dichas

digitalizaciones puede observarse la mayoría de los caracteres morfológicos externos que generalmente son relevados en presencia del hueso real.

Esto facilita las descripciones y comparaciones, ya que no se necesita estar en presencia de los materiales al momento de su realización. A su vez, esta metodología permite distinguir más características que con imágenes bidimensionales, como dibujos o fotografías. Asimismo, esta colección permite repetir análisis morfométricos (tanto clásicos como morfogeométricos) tiempo después de haber tomado los datos iniciales, dando la posibilidad de cambiar las medidas o los puntos considerados al reconocer fallas en los datos originales o modificarse la perspectiva de trabajo.

3.2.3. Carillas articulares

Las carillas articulares son de gran importancia en los estudios del aparato locomotor, ya que proveen información acerca de los movimientos relativos entre dos huesos adyacentes. Consecuentemente, tienen un lugar importante en muchas contribuciones relacionadas al estudio del esqueleto apendicular y su relación con el uso y preferencia de sustrato, tanto de tetrápodos vivientes como extinguidos (Jenkins, 1973; Argot, 2001; Szalay y Sargis, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008; Toledo *et al.*, 2013). Dado que son rasgos de difícil cuantificación, la descripción cualitativa es la aproximación más utilizada para el estudio de las carillas articulares. Las medidas lineales y la morfometría geométrica en 2D solo pueden relevar proporciones y contornos, respectivamente. Con la morfometría geométrica en 3D se puede registrar el cambio en la curvatura y orientación de toda la superficie, incluso en los casos en los que no se cuenta con muchos puntos anatómicos reconocibles, usando *semilandmarks* de superficie (ver sección 3.4.2). A pesar de su relevancia, pocos trabajos se han centrado específicamente en el estudio de las carillas articulares utilizando morfometría geométrica en 3D (e. g. Drapeau, 2008; Harcourt-Smith *et al.*, 2008; Tallman *et al.*, 2013; Rein *et al.*, 2015).

3.2.4. Reconstrucción ósea

Las digitalizaciones tridimensionales permiten la reconstrucción de los elementos óseos combinando fragmentos e incluso partes de diferente lateralidad gracias al

espejado de las mismas. También permiten rellenar pequeñas imperfecciones para una mejor comparación, sin alterar los restos originales. La reconstrucción a partir de los fragmentos de lateralidad izquierda y derecha de un mismo individuo se utilizó para generar una pieza más completa de los siguientes huesos mostrados en las descripciones: radio de *Schistomys* YPMPU 15648, ulna de *Perimys* MPM-PV 15053, hueso coxal de *Neoreomys* MPM-PV 3521, fémur de *Steiromys* MPM-PV 17444 y tibia de *Pachyrukhos* YPMPU 15743, *Schistomys* YPMPU 15648 y *Perimys* MPM-PV 17443.

3.2.5. Desventajas

La única desventaja de utilizar un escáner láser 3D *NextEngine* es el tiempo consumido. Se necesita aproximadamente una hora para obtener los datos crudos de un hueso simple (e. g. la mayoría de los huesos largos) y un poco más de tiempo para huesos con morfologías más complicadas (e. g. fémur y húmero). Para la obtención del archivo final deben añadirse entre media y una hora más (algunas veces varias horas), dependiendo de la complejidad del hueso y las características de la computadora utilizada.

3.3. Análisis cualitativos

3.3.1. Terminología

Las Figuras 3.2 y 3.3 muestran los términos anatómicos de estructuras óseas que se utilizarán a lo largo de esta tesis y están detallados en el Apéndice 2.

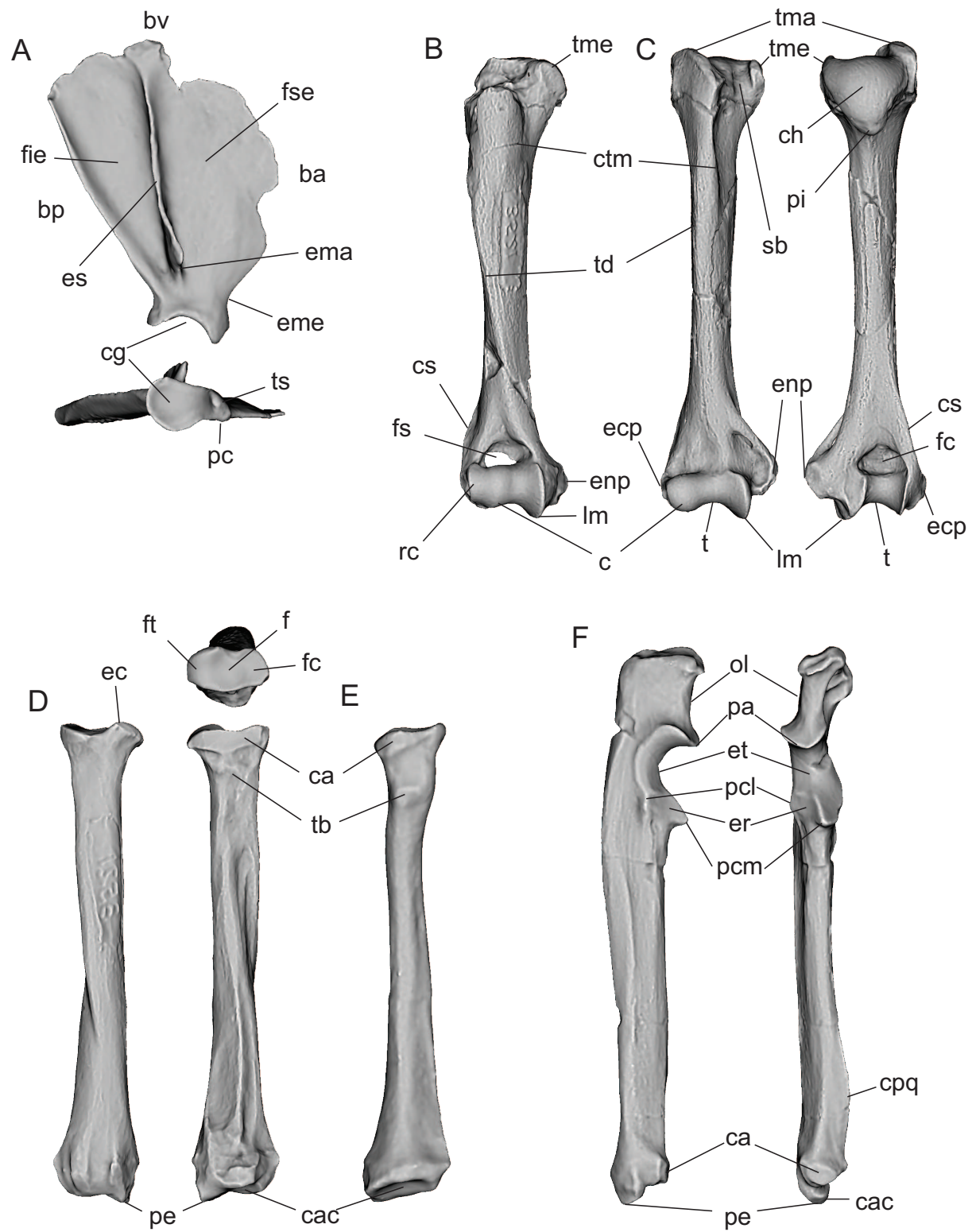


Figura 3.2 (página anterior). Términos anatómicos para los accidentes de los huesos del miembro anterior. **A.** Escápula derecha de *Interatherium* en vista lateral y ventral. ba, borde anterior; bp, borde posterior; bv, borde vertebral; cg, cavidad glenoidea; ema, escotadura mayor; eme, escotadura menor; es, espina; fie, fosa infraespinosa; fse, fosa supraespinosa; pc, proceso coracoideo; ts, tubérculo supraglenoideo. **B.** Húmero derecho de *Neoreomys* en vista anterior y **C.** Húmero derecho de *Protypotherium* en vista anterior y posterior. c, capítulo; ch, cabeza humeral; cs, cresta supracondilar; ctm, cresta de la tuberosidad mayor; ecp, ectepicóndilo; enp, entepicóndilo; fc, fosa coronoidea; fs, foramen supratroclear; tme, tuberosidad menor; tma, tuberosidad mayor; lm, labio medial de la tróclea; pi, pico de la cabeza humeral; rc, reborde capitular; t, tróclea; td, tuberosidad deltoidea. **D.** Radio derecho de *Neoreomys* en vista anterior, posterior y proximal y **E.** Radio derecho de *Interatherium* en vista posterior. ca, circunferencia articular; cac, carilla articular carpal; ec, eminencia capitular; f, fóvea; fc, segmento de la fóvea que articula con el reborde capitular del húmero; ft, segmento de la fóvea que articula con la tróclea del húmero; pe, proceso estiloides; tb, tuberosidad bicipital. **F.** Ulna derecha de *Hegetotherium* en vista lateral y anterior. ca, circunferencia articular; cac, carilla articular carpal; cpq, cresta para el *pronator quadratus*; er, escotadura radial; et, escotadura troclear; ol, olécranon; pa, proceso anconeal; pe, proceso estiloides; pcl, proceso coronoides lateral; pcm, proceso coronoides medial.

Allí también se hace referencia a la relación entre estos términos y los utilizados en la Nomenclatura Anatómica Veterinaria (International committee on veterinary gross anatomical nomenclature, 2005) y por otros autores que fueron considerados relevantes (Rose y Chinnery, 2004; Shockey y Flynn, 2007; Candela y Picasso, 2008; Evans y De Lahunta, 2013). La terminología muscular, las áreas de inserción y origen, así como la función general de los músculos, está basada en Evans y De Lahunta (2013), McEvoy (1982), Woods (1972), y García-Esponda y Candela (2010).

Para la orientación en el espacio del estilopodio y zeugopodio se utilizaron los términos “proximal” (parte del miembro más cercana a su comienzo) y “distal” (parte más alejada), “anterior” (=craneal, parte orientada hacia el cráneo) y posterior (=caudal, parte orientada hacia la cola), “lateral” (parte orientada en dirección opuesta al plano sagital) y “medial” (hacia el plano sagital). Estos términos se combinan para formar los ejes proximodistal, lateromedial y anteroposterior. Los planos son el frontal (formado entre el eje proximodistal y lateromedial del miembro), el sagital (intersección entre eje proximodistal y anteroposterior) y el transversal (intersección entre eje lateromedial y anteroposterior).

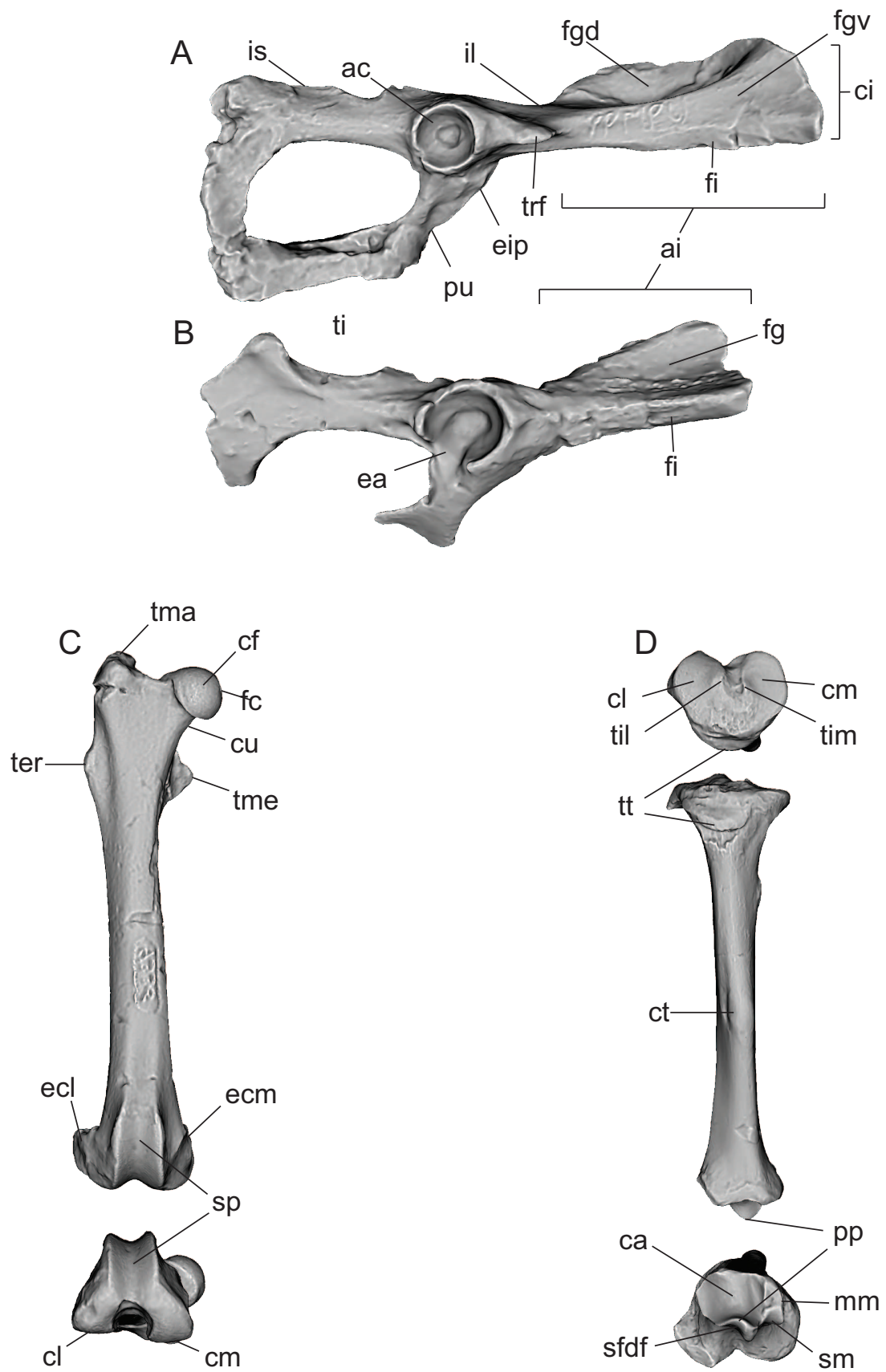


Figura 3.3 (página anterior). Términos anatómicos para los accidentes de los huesos del miembro posterior. **A.** Hueso coxal derecho de *Eocardia* en vista ventrolateral y **B.** Hueso coxal derecho de *Hegetotherium* en vista ventrolateral. ac, acetábulo; ai, ala ilíaca; ci, cresta ilíaca; ea, escotadura acetabular; eip, eminencia iliopúbica; fg, fosa glútea; fgd, fosa glútea dorsal; fgv, fosa glútea ventral; fi, fosa ilíaca; il, ilion; is, isquion; pu, pubis; ti, tuberosidad isquiática; trf, tuberosidad para el *rectus femoris*. **C.** Fémur derecho de *Protypotherium* en vista anterior y distal. cf, cabeza femoral; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cu, cuello; ecl, epicóndilo lateral; ecm, epicóndilo medial; fc, *fovea capitis*; ter, tercer trocánter; tma, trocánter mayor; tme, trocánter menor; sp, surco patelar. **D.** Tibia derecha de *Steiromys* en vista proximal, anterior y distal. cl, cóndilo lateral, cm, cóndilo medial; ct, cresta tibial; fa, carilla astragalar; mm, maléolo medial; pp, proceso posterior; sdf, surco para el *flexor digitorum fibularis*; sm, surco maleolar; til, tubérculo intercondilar lateral; tim, tubérculo intercondilar medial; tt, tuberosidad tibial.

Para el caso particular en que se refiera al autopodio, el eje proximodistal es sustituido por el dorsoplantar (con el extremo dorsal orientado hacia el zeugopodio y plantar hacia el sustrato). Estos planos también fueron utilizados para describir los cambios de forma en los análisis cuantitativos.

3.4. Análisis cuantitativos

3.4.1. Árbol filogenético combinado

Al no existir una filogenia que contuviese a todas las especies de la muestra de comparación y a todos los géneros fósiles de este estudio, para poder aplicar los métodos comparativos se confeccionó un “árbol combinado” (“*informal supertree*” ver Bininda-Emonds, 2004) a partir de filogenias publicadas. Este tipo de metodología ha sido utilizada en trabajos ecomorfológicos para diversos grupos taxonómicos (Laurin, 2004; Morgan, 2009; Cassini, 2013). Aunque sería preferible tener un árbol filogenético construido en base a una matriz propia, incluyendo todos los taxones de la muestra, esto conformaría en sí mismo un trabajo muy extenso de relevamiento y codificación de caracteres que excede los objetivos de esta tesis.

Para realizar este procedimiento se utilizó el programa Mesquite versión 3.10 (Maddison y Maddison, 2016) y paquete estadístico R. A continuación se detalla cómo se realizó la confección del árbol combinado de esta tesis

Actuales

Como base para el árbol combinado se utilizó un *supertree* de Mammalia confeccionado por Bininda-Emonds *et al.* (2007). Para los dos principales grupos de la muestra de comparación, Carnívora y roedores Hystricognathi, se utilizaron hipótesis filogenéticas más modernas específicas para cada clado. Se siguió a Nyakatura y Bininda-Emonds (2012) para las relaciones entre los integrantes de Carnívora y a Upham y Patterson (2015) para las relaciones entre los roedores Hystricognathi. Los largos de rama son los propuestos en cada uno de los trabajos mencionados. Una modificación de este esquema se realizó para el caso del clado *Dolichotis*+*Pediolagus*, ya que Upham y Patterson (2015) no contempla a *Pediolagus* (ya sea por no haberlo muestreado o por considerarlo parte de *Dolichotis*). Para este caso se sigue Pérez (2010) y otros autores, que proponen un clado *Dolichotis* + *Pediolagus*. El largo de rama elegido depende de la edad mínima del nodo basada en el primer registro de *Dolichotis* (= *Pediolagus*) *salinicola* (Verzi y Quintana, 2005) en Formación San Andrés (Sanandresense, Pliocene Superior, alrededor de 2.5 Ma).

Fósiles

Para la inclusión de los fósiles en el árbol combinado se utilizó información de filogenias publicadas que incluyeran fósiles, así como representantes actuales. Los largos de rama (y como consecuencia, las edades de los nodos) fueron determinados principalmente por el primer registro del integrante más antiguo del clado menos inclusivo que contuviera los dos taxones en cuestión. Esta edad representa una edad mínima de divergencia o edad mínima del nodo. Excepcionalmente se utilizó la edad de un fósil no presente en una filogenia publicada, considerado como el registro más antiguo de un grupo. Este es el caso de *Protosteiromys*, cuya antigüedad fue utilizada para determinar la edad de divergencia del nodo *Coendou* + *Steiromys*. Cuando la antigüedad de un nodo calculada a partir de la información fósil era conflictiva con la antigüedad de un nodo ya establecido en el árbol conformado a partir de información de especies actuales, se prefirió dar prioridad a aquellas edades inferidas a partir de los restos fósiles. Por lo tanto, se aumentó la edad los nodos conflictivos, hasta satisfacer la antigüedad mínima de divergencia dada por el fósil. En el caso de que

como resultado de este procedimiento quedaran ramas de longitud 0, se les dio un largo arbitrario (Laurin, 2004) de 0.5 Ma, retrasando la antigüedad del nodo ancestral inmediato. Ese mismo valor se utilizó para las ramas de longitud 0 de aquellos taxones fósiles que aparecen en el registro en el mismo momento que el nodo del clado que los contiene (e. g.: *Eocardia* y *Schistomys*), también aumentando la edad del nodo ancestral inmediato. Para determinar las edades de los nodos que abarcan especies fósiles se utilizaron los fechados aproximados de la base de cada SALMA (Edad mamífero o *South American land mammal age* en inglés) para la cual se registran los fósiles. Las edades aproximadas de Edades mamífero consideradas son: Vaquense 46-44 Ma (Woodburne *et al.*, 2014), Tinguiririquense 33-32 Ma (Dunn *et al.*, 2013), Deseadense 30-24 Ma (Dunn *et al.*, 2013), Colhuehuapense 21-20 Ma (Dunn *et al.*, 2013), Santacrucense 19-14 Ma (Perkins *et al.*, 2012).

Typotheria

Topología

Se siguió a Welker *et al.* (2015), quienes postularon a Notoungulata y Litopterna formando un grupo monofilético que conforma un clado con Perissodactyla. Para las relaciones dentro de Typotheria se consultaron trabajos que contuviesen a los cuatro géneros de tipoterios tratados en la presente tesis. Estos cuatro taxones han sido incluidos en el estudio de Reguero y Prevosti (2010), que mantiene la monofilia de Interatheriidae y Hegetotheriidae, y más recientemente en el análisis de Vera (2016), que muestra a Interatheriidae como un conjunto parafilético. En esta tesis, se prefirió mantener una postura tradicional, y corroborada por análisis cladísticos (Billet, 2011), por lo que se siguió el esquema de Reguero y Prevosti (2010).

Largos de rama

Welker *et al.* (2015) plantearon una divergencia Artiodactyla - Perissodactyla pre K-P, pues para el Paleoceno temprano ya existían los ungulados nativos. En esta tesis se toman 83.4 Ma como edad para el nodo Artiodactyla + Typotheria, siguiendo a

Bininda-Emonds *et al.* (2007), que postularon esa edad para la divergencia Artiodactyla - Perissodactyla. Para inferir la edad mínima del nodo del clado *Interatherium* + *Protypotherium* se utilizó el primer registro *Cochilius* (Deseadense; Reguero, 1999; Reguero *et al.*, 2003). Para inferir la edad mínima del nodo del clado *Hegetotherium* + *Pachyrhinos* se utilizó el primer registro de *Prosotherium* (Deseadense; Reguero, 1999; Reguero *et al.*, 2014). Para la edad mínima del nodo Hegetotheriidae+Interatheriidae se utilizó el primer registro de *Campanorco inauguralis* (Vaquense; Bond *et al.*, 1984; Reguero y Prevosti, 2010).

Caviomorpha

Topología

Para las relaciones filogenéticas de los roedores fósiles de la Formación Santa Cruz se siguió a Kramarz (2001), Candela (2004), Pérez (2010), y Kramarz *et al.* (2013). Dentro de la muestra de esta tesis, se consideró a *Steiromys* el grupo hermano de *Coendou*, siguiendo a Candela (2000, 2004), que postuló que el clado que contiene a los Erethizontidae actuales (incluyendo a *Coendou*) sería el grupo hermano de un clado conformado por *Steiromys* y otros fósiles relacionados (Steiromyinae; Candela, 2004). Entre los roedores tratados aquí, se considera a *Perimys* el grupo hermano de los Chinchilloidea actuales siguiendo a Kramarz (2001), quien lo posicionó dentro del clado Chinchilloidea. En su tesis, Pérez (2010) mostró una politomía entre varias especies santacruceses (incluyendo especies de *Eocardia* y el género *Schistomys*) y un clado que contiene a algunas especies fósiles, así como a los Caviidae. *Eocardia* es un género parafilético (Pérez, 2010), con sus especies, menos una, formando parte de esta politomía. *Eocardia robusta* no es parte de la politomía, sino que es la especie más basal del clado que contiene a los Caviidae actuales. Sin embargo, ninguno de los especímenes estudiados en esta tesis corresponde a esta especie. Considerando lo anterior, en la muestra del presente trabajo, *Eocardia* y *Schistomys* formarían una politomía con los Caviidae actuales.

Siguiendo a Pérez (2010), *Neoreomys* es considerado aquí como el grupo hermano del clado politómico *Eocardia* + *Schistomys* + Caviidae.

Largos de rama

La edad mínima para el nodo *Coendou* + *Steiromys* se infirió a partir del primer registro de *Protosteiromys* (Deseadense; Antoine *et al.*, 2012). Por otra parte, la edad mínima para el nodo *Perimys* + Chinchillidae actuales se infirió a partir del primer registro de *Eoviscaccia* (Tinguiririquense; Bertrand *et al.*, 2012) que forma parte de un clado con los Chinchilloidea actuales (Kramarz *et al.*, 2013). La edad mínima de este nodo se infirió como Santacrucense por los registros de los dos géneros fósiles. Finalmente, la edad mínima del nodo *Neoreomys* + politomía *Eocardia* + *Schistomys* + Caviidae estaría dada por el primer registro de *Asteromys* (Deseadense; Pérez y Vucetich, 2012), que es el género más basal del clado hermano de *Neoreomys* en el análisis de Pérez (2010).

3.4.2. Morfometría Geométrica

La morfometría geométrica constituye un conjunto de métodos para la adquisición, procesamiento y análisis de las variables de forma que retienen toda la información geométrica contenida en los datos (Slice, 2005).

Una aproximación a este tipo de estudios implica el empleo de *landmarks* o puntos morfométricos que capturan la geometría del objeto de estudio en un espacio bi o tridimensional. Estos puntos, no siempre anatómicamente homólogos, deben ser geoméricamente homólogos (Gunz *et al.*, 2005). En estructuras donde es difícil reconocer *landmarks* (como las carillas articulares) puede hacerse uso de *semilandmarks*. Los *semilandmarks* son puntos dispuestos en una curva o superficie, cuya posición a lo largo de la curvatura no puede ser identificada y por lo que es estimada (Mitteroecker y Gunz, 2009). El concepto de *semilandmark* fue introducido y aplicado por Bookstein (1991, 1997) a curvas bidimensionales, mientras que Gunz *et al.* (2005) expandió este concepto para ser utilizado sobre curvas y superficies tridimensionales. A pesar de que a lo largo de una curva o superficie la ubicación de un *semilandmark* no puede ser precisada, sus coordenadas perpendiculares a la curva o superficie están bien definidas (Mitteroecker y Gunz, 2009). Para poder utilizar la información perpendicular de esos puntos y descartar las diferencias tangenciales, los *semilandmarks* son deslizados o relajados, moviéndose a través de la curva o superficie

hasta minimizar alguna medición (Mitteroecker y Gunz, 2009). Hay dos algoritmos principales para este procedimiento, uno de ellos minimiza la energía de deformación (BE, abreviatura de “bending energy”), mientras que el otro minimiza las distancias de Procrustes (PD, por sus siglas en inglés) (ver Bookstein *et al.*, 2002; Gunz *et al.*, 2005; Mitteroecker y Gunz, 2009, para más detalle sobre estas metodologías).

Para poder realizar comparaciones entre las formas, es necesaria una superposición de las configuraciones de los *landmarks* pertenecientes a los especímenes mediante transformaciones de rotación, traslación y escalado. En esta tesis se utilizó el análisis generalizado de Procrustes (GPA, “Generalized Procrustes Analysis”; Rohlf, 1990) como método de superposición. En el proceso de escalado se genera un estimador de tamaño: el tamaño de centroide (CS, “centroid size”). Este estimador es igual a la raíz cuadrada de la sumatoria de las distancias al cuadrado entre cada *landmark* y el centroide de la configuración (Bookstein, 1990; Rohlf, 1990). Esta variable fue utilizada posteriormente para evaluar la relación entre las formas relevadas y su tamaño.

Las definiciones de los *landmarks* tridimensionales propuestos en esta tesis, que fueron utilizados en los análisis, se encuentran en la Tabla 3.4. Los *landmark* y *semilandmarks* de curva fueron propuestos inicialmente y los *semilandmarks* de superficie fueron determinados mediante el procedimiento explicado en 3.4.2 y 4.3.2. En la carilla articular de la escápula se colocaron 1 *landmark*, 17 *semilandmarks* de curva y 10 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.4 A). En la carilla articular distal del húmero se colocaron 6 *landmarks*, 23 *semilandmarks* de curva y 25 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.4 B) mientras que sobre la carilla proximal de este hueso se colocaron 5 *landmarks*, 17 *semilandmarks* de curva y 15 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.4 C). Por su parte, sobre la carilla articular proximal de la ulna se colocaron 3 *landmarks*, 34 *semilandmarks* de curva y 20 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.5 A). Sobre la carilla articular proximal del radio se colocaron 3 *landmarks*, 12 *semilandmarks* de curva y 10 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.5 B) y sobre la carilla distal se colocaron 2 *landmarks*, 14 *semilandmarks* de curva y 15 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.5 C). A su vez, sobre la carilla articular proximal del fémur se colocaron 4 *landmarks*, 9 *semilandmarks* de curva y 10 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.6) y sobre la carilla distal se colocaron 8 *landmarks*, 33 *semilandmarks* de curva y 15 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.7 A). Finalmente, sobre la carilla articular proximal de la ulna

se colocaron 6 *landmarks*, 28 *semilandmarks* de curva y 30 *semilandmarks* de superficie (Figura 3.7 B).

Hueso	Análisis	N°	Definición
ESCAPULA		1	Punto más anteroventral de la carilla articular sobre el tubérculo supraglenoideo
HUMERO	PROX.	1	Punto de contacto más posterior entre la tuberosidad menor y el borde de la carilla articular
		2	Punto de contacto entre el surco bicipital, la tuberosidad menor y la carilla articular
		3	Punto de contacto entre el surco bicipital, la tuberosidad mayor y la carilla articular
		4	Punto de contacto más posterior entre la tuberosidad mayor y el borde de la carilla articular
		5	Punto más distal del borde de la carilla articular
	DIST.	1	Punto más proximolateral de la porción anterior de la carilla articular
		2	Punto más proximal sobre el lado anterior del labio medial de la tróclea
		3	Punto más distal sobre el labio medial de la tróclea
		4	Punto más proximal sobre el lado posterior del labio medial de la tróclea
		5	Punto más proximal sobre el lado posterior del labio lateral de la tróclea
		6	Punto más distal sobre el labio lateral de la tróclea
ULNA	PROX.	1	Punto más anteroproximal del borde de la escotadura troclear
		2	Punto de contacto más anterior entre la escotadura troclear y la escotadura radial
		3	Punto de contacto más lateral entre la escotadura troclear y la escotadura radial
RADIO	PROX.	1	Punto más medial del borde de la carilla articular
		2	Punto más proximal de la eminencia capitular sobre el borde de la carilla articular
		3	Punto más lateral del borde de la carilla articular
	DIST.	1	Punto más distal del proceso estiloides sobre el borde de la carilla articular
		2	Punto más cercano al centro de la carilla de articulación distal con la ulna sobre el borde de la carilla articular
FÉMUR	PROX.	1	Punto más proximal sobre el borde de la carilla articular
		2	Punto más anterior sobre el borde de la carilla articular
		3	Punto más distal sobre el borde de la carilla articular
		4	Punto más posterior sobre el borde de la carilla articular
	DIST.	1	Punto medio en la conjunción de los labios medial y lateral del surco patelar, sobre el borde proximal de la carilla articular
		2	Punto de contacto entre el labio medial del surco patelar y el borde medial del cóndilo medial
		3	Punto más proximomedial sobre borde del cóndilo medial
		4	Punto más proximolateral sobre el borde del cóndilo medial

Sigue en la página siguiente.

Hueso	Análisis	N°	Definición
		5	Punto de máxima inflexión sobre el borde posterior de la carilla articular, entre los dos cóndilos
		6	Punto más proximomedial sobre el borde del cóndilo lateral
		7	Punto más proximolateral sobre el borde del cóndilo lateral
		8	Punto de contacto entre el labio lateral del surco patelar y el borde lateral del cóndilo lateral
TIBIA	PROX.	1	Punto más anterior sobre el borde del cóndilo medial
		2	Punto más protruido del tubérculo intercondilar medial
		3	Punto más posterior sobre el borde del cóndilo medial
		4	Punto más anterior sobre el borde del cóndilo lateral
		5	Punto más protruido del tubérculo intercondilar lateral
		6	Punto más posterior sobre el borde del cóndilo lateral

Tabla 3.4. Definiciones de *landmarks* utilizados. **HUESO**, hueso al que corresponde la carilla articular analizada; **PROX.**, carilla articular proximal; **DIST.**, carilla articular distal; **N°**, Número de *landmark* (ver Figura 3.4 para carilla de escápula y húmero, 3.5 para carilla de ulna y radio, 3.6 para carilla proximal de fémur y 3.7 para carilla distal de fémur y proximal de tibia).

Todo el procedimiento estadístico y tratamiento de los *landmarks* y *semilandmarks* fue realizado utilizando el paquete estadístico de acceso libre **R** versión 3.2.5 (R Development Core Team, 2015). Para el tratamiento de los datos morfogeométricos en 3D se utilizaron los paquetes **Morpho** versión 2.3.1.1 (Schlager, 2013) y **geomorph** versión 3.0.1 (Adams y Otárola-Castillo, 2013) del paquete estadístico **R**.

Los *landmarks* y *semilandmarks* fueron posicionados sobre los mallados creados con el programa *Scanstudio* y procesados con el programa *Meshlab* en dos etapas. En una primera etapa, se colocaron los *landmarks* y *semilandmarks* de curva mediante el programa *Landmark Editor* versión 3.0.0.6 (Wiley, 2006). Posteriormente a la relajación de los *semilandmarks* de curva y transformaciones por GPA, se generó un parche de *semilandmarks* de superficie a través del paquete **geomorph** con puntos aproximadamente equidistantes remuestreando los vértices de un mallado base. Este parche se aplicó sobre los diferentes especímenes a través del paquete **Morpho** en base a un marco establecido por los *landmarks* y los *semilandmarks* sobre curvas (ver sección 3.4.2 para detalles sobre la elección del número de *semilandmarks* de superficie). Una vez aplicado el parche en todos los especímenes, se procedió a deslizar los *semilandmarks* de superficie y a realizar el GPA final.

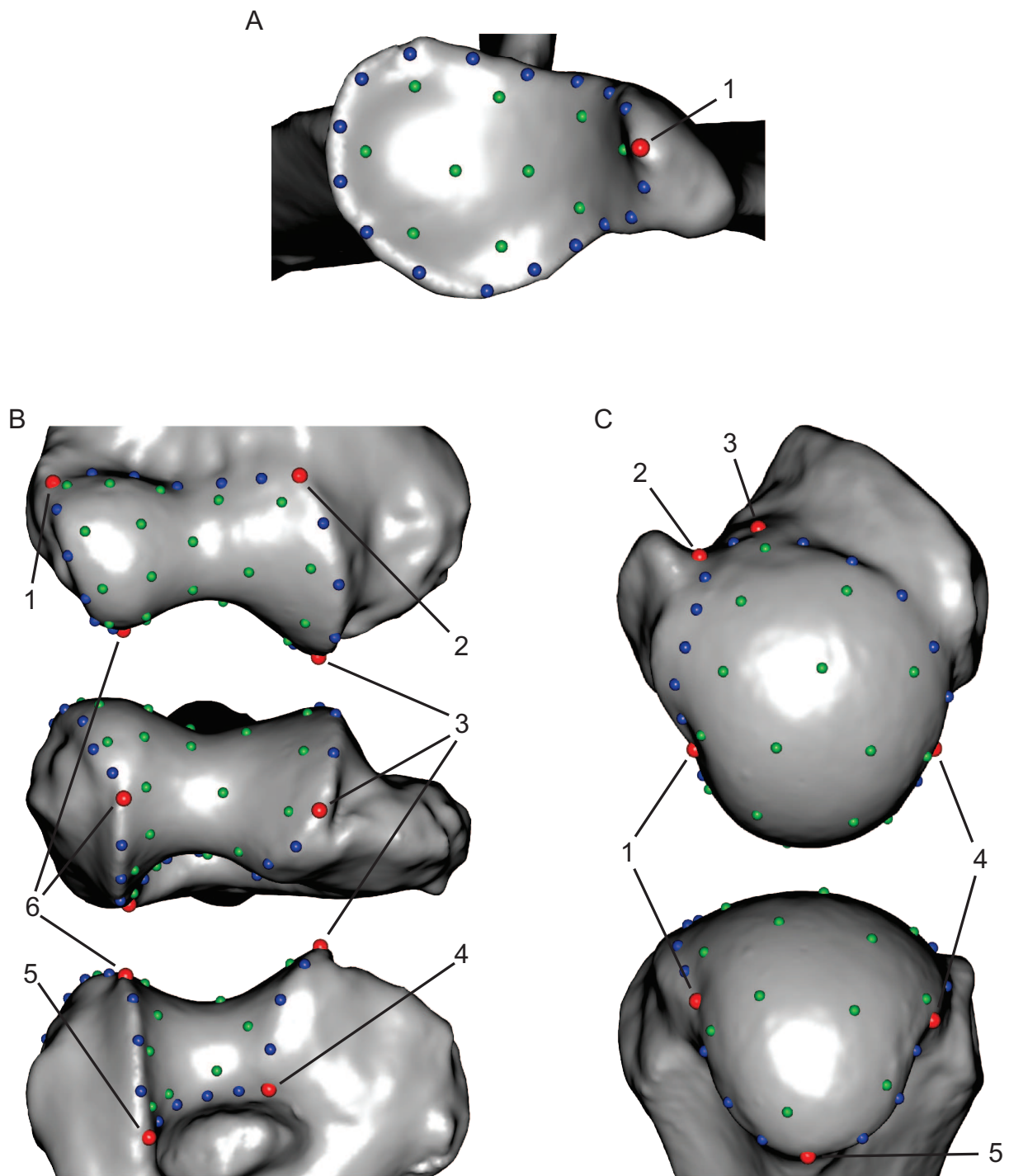


Figura 3.4. Landmarks y semilandmarks de la escápula y el húmero mostrados en *Interatherium*. A. Carilla articular de la escápula; B. Carilla articular distal del húmero; C. Carilla articular proximal del húmero. ●, landmarks; ●, semilandmarks de curva; ●, semilandmarks de superficie. Las referencias de los números de los landmarks están en Tabla 3.4)

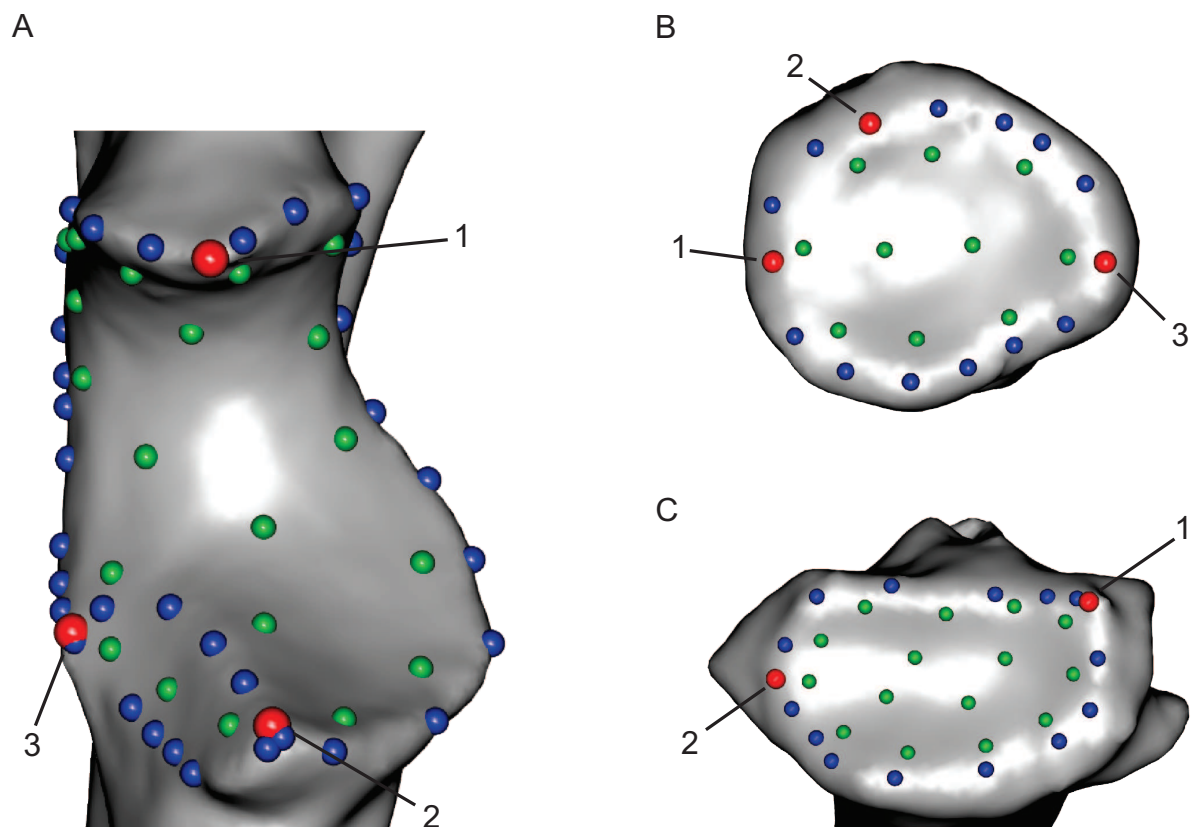


Figura 3.5. *Landmarks* y *semilandmarks* de la ulna y el radio mostrados en *Interatherium*. **A.** Carilla articular de la ulna; **B.** Carilla articular proximal del radio; **C.** Carilla articular distal del radio. ●, *landmarks*; ●, *semilandmarks* de curva; ●, *semilandmarks* de superficie. Las referencias de los números de los *landmarks* están en Tabla 3.4)

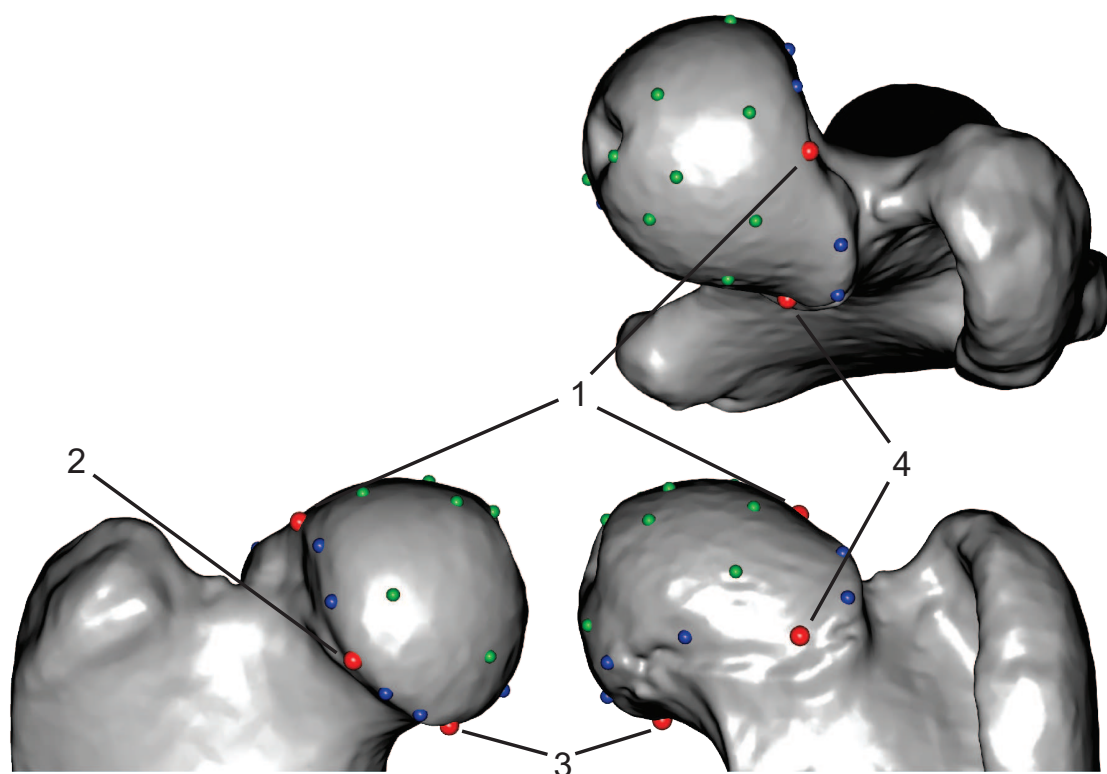


Figura 3.6. Landmarks y semilandmarks de la carilla proximal del fémur mostrados en *Interatherium*. ●, landmarks; ●, semilandmarks de curva; ●, semilandmarks de superficie. Las referencias de los números de los landmarks están en Tabla 3.4)

Se analizó la relación entre el \log_{10} del tamaño de centroide y la variable de forma de cada carilla articular para reconocer los patrones de forma que pudieran estar vinculados al tamaño (relación alométrica).

Número mínimo de *semilandmarks* y Componentes Principales

Para la elección del método de deslizado de *semilandmarks* y la cantidad de *semilandmarks* de superficie a utilizar, se realizaron análisis progresivos con diferentes parches de entre cinco y 300 *semilandmarks* de superficie, tomados de a cinco (en total 60 repeticiones). Esas 60 muestras se sometieron a deslizamiento por los dos métodos mencionados (minimizando BE y minimizando PD). En total se realizaron 120 GPAs y sus correspondientes PCAs para cada carilla articular. Para elegir el análisis definitivo se evaluó la correlación de cada morfoespacio (distancias de Procrustes entre los especímenes) con respecto al morfoespacio conseguido con 5 *semilandmarks* de superficie adicionales (59 análisis). No se utilizó el número máximo de *semilandmarks* como modelo óptimo porque a pesar de que a medida de que

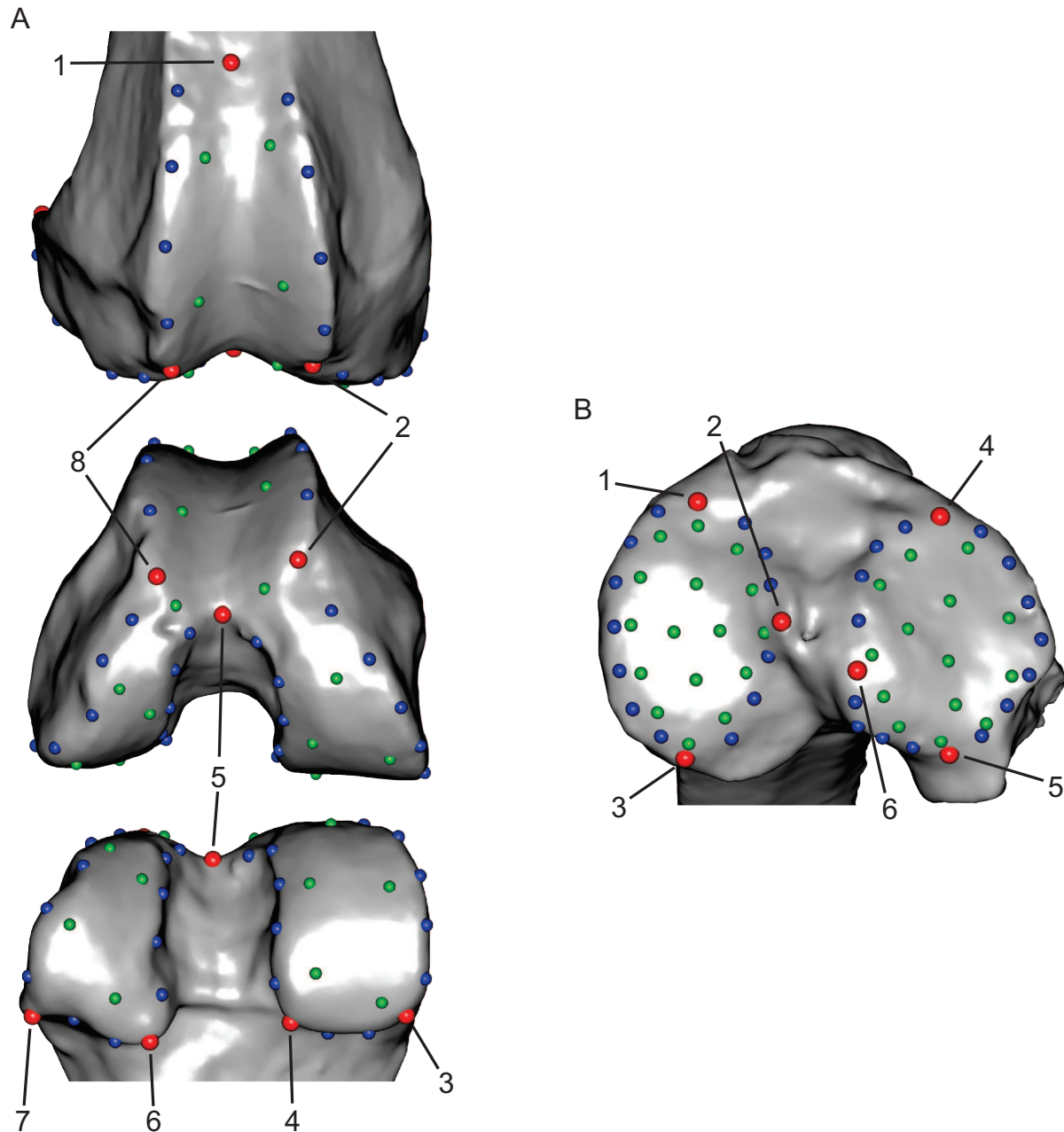


Figura 3.7. Landmarks y semilandmarks del fémur y la tibia mostrados en *Interatherium*. A. Carilla articular distal del fémur; B. Carilla articular proximal de la tibia. ●, landmarks; ●, semilandmarks de curva; ●, semilandmarks de superficie. Las referencias de los números de los landmarks están en Tabla 3.4)

se suman *semilandmarks* se obtiene una mayor resolución de la superficie, también aumenta la probabilidad de errores debidos al posicionamiento del parche sobre los diferentes especímenes.

La correlación de las distancias de Procrustes evaluó la relación entre las matrices de distancia de un análisis respecto del análisis siguiente en la secuencia (i. e. Matriz de distancias de Procrustes de análisis con parche de 5 puntos Vs. Matriz de distancias de Procrustes de análisis con parche de 10 puntos), repitiéndose para cada par de análisis consecutivos. El punto de estabilización (inicio de la asíntota) marca el par de análisis en el que se alcanza la mayor correlación con el mínimo número de *semilandmarks* de superficie (Ejemplificado para la carilla proximal del húmero en la Figura 4.16). El análisis con menor número de *semilandmarks* de este par fue el utilizado en las interpretaciones ecomorfológicas.

Para calcular esta relación utilizando los PCs se realizó una correlación simétrica de Procrustes, que analiza la no-aleatoriedad entre dos configuraciones, mediante el paquete **vegan** versión 2.4-1 (Oksanen *et al.*, 2016) del paquete estadístico **R**, y se repitió como en el caso anterior para cada par de análisis consecutivos y para cada método de deslizado de *semilandmarks*. El principio es el mismo que aquel empleado para la correlación entre distancias de Procrustes: el punto de estabilización es donde se alcanza la mayor correlación con el mínimo número de *landmarks*. Además, con este test se generó un gráfico donde se pueden apreciar las diferencias en el morfoespacio entre dos configuraciones analizadas (eligiendo dos componentes principales), mostrando el desplazamiento relativo de los especímenes y la rotación de los ejes. Este gráfico ayuda a detectar diferencias en la distribución de los especímenes que puedan llevar a interpretaciones biológicas erróneas.

También se realizó un test de correlación entre el morfoespacio dado por los PCs de cada análisis con *semilandmarks* deslizados por BE con el correspondiente análisis con *semilandmarks* deslizados por PD (Ejemplificado para la carilla proximal del húmero en la Figura 4.17). Este análisis fue repetido para cada par de análisis consecutivos. Este test ayuda a detectar si hay relación entre el número de *semilandmarks* de superficie elegidos y la semejanza en los resultados utilizando ambos métodos de relajación. Para este test también se puede graficar la superposición de dos morfoespacios bidimensionales explicada en el párrafo anterior, para observar la posición relativa

de los especímenes y la rotación de los ejes entre dos análisis sucesivos.

Para decidir el número de PCs a utilizar se siguió a Cardini *et al.* (2010) y Abba *et al.* (2015). Se calculó la correlación entre dos matrices de distancias: la de distancias euclidianas (PCs) y la de distancias de Procrustes en el espacio de forma completo. Los coeficientes de correlación se graficaron contra el número de PCs, y el PC en el “codo” del gráfico (ver Cardini *et al.*, 2010) se tomó como el mayor PC para retener, siempre que el coeficiente de correlación entre el espacio reducido (PCs seleccionados) y el espacio de forma completo fuese mayor a 0.95.

Análisis de Componentes Principales y Ecomorfología

Los métodos de ordenamiento son generalmente usados como estrategia exploratoria para encontrar y resumir tendencias subyacentes. El Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) es un método de ordenamiento, diseñado para reducir el número de variables que necesitan ser consideradas a un pequeño número de índices, llamados componentes principales (PC, por sus siglas en inglés), que son combinaciones lineales de las variables originales (Manly, 1994).

Mediante este método, el espacio p-dimensional es representado como un conjunto de ejes de ordenamiento mutuamente perpendiculares (ortogonales) conseguidos mediante la rotación rígida de los ejes de la variable p original (Kenkel *et al.*, 2002). La representación de la estructura compleja de datos multivariados en un espacio de dimensionalidad reducida, manteniendo tanta información de la variación como sea posible, es lograda siempre y cuando las variables estén intercorrelacionadas (Kenkel *et al.*, 2002).

En este trabajo se realizó un PCA para describir los cambios de forma de cada carilla articular en la muestra estudiada. La cantidad de PCs explorados para cada análisis es explicado en las secciones 3.4.2 y 4.3.2. Sobre el morfoespacio obtenido se observó la relación del cambio de forma en las carillas articulares en relación a las categorías de uso de sustrato propuestas en 3.1. También se evaluó la presencia de señal filogenética (ver más abajo).

Para determinar si la relación entre los cambios de forma y la variable ecológica (categorías de uso de sustrato) son significativas, se utilizó un modelo lineal

generalizado (GLM, por sus siglas en inglés). Este análisis se efectuó sobre los PCs explorados. Para reconocer cuáles son las categorías que difieren se utilizó una prueba de diferencia significativa honesta de Tukey (Tukey, 1949).

Señal filogenética

Dado que los taxones forman parte de una filogenia jerárquicamente estructurada, no podrían considerarse con fines estadísticos como si fueran observaciones independientes, sino que existe una dependencia que debería ser cuantificada (Felsenstein, 1985).

Para analizar la presencia de señal filogenética en la distribución de las variables morfológicas entre los taxones estudiados (tanto en los extintos como en los vivientes) se aplicó el test de descomposición ortonormal de la varianza propuesto por Ollier *et al.* (2006). Este procedimiento genera una función denominada “ortograma” para expresar la descomposición de la varianza de una variable dada con respecto a la estructura de la filogenia.

A su vez, Ollier *et al.* (2006) propusieron cuatro estadísticos para analizar la diferencia entre la descomposición observada y las simuladas (obtenidas mediante permutaciones) para evaluar la hipótesis nula de ausencia de dependencia filogenética. Estos estadísticos son (ver Ollier *et al.*, 2006): R^2Max (coeficiente ortonormal cuadrado máximo), que indica cambios significativos en un nodo con valores conservativos en las demás ramas; SkR^2k (distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol), que indica el grado de asimetría de la varianza; $Dmax$ (ortograma acumulado máximo), que corresponde al estadístico Kolmogorov–Smirnov utilizado para evaluar si el vector que describe la variable puede, o no, corresponder a una muestra al azar de una distribución uniforme; SCE (variación local promedio del ortograma), que mide la variación local. Si R^2Max no es significativo y alguno de los otros da significativo, se estaría en presencia de una dependencia difusa. Esto quiere decir que varios nodos explicarían la varianza del rasgo y el ortograma estaría dominado por muchos valores altos en lugar de un único pico (Ollier *et al.*, 2006). Los límites de confianza para estos cuatro estadísticos se construyeron a partir de 20000 permutaciones de Monte Carlo.

El análisis de descomposición ortonormal de la varianza fue efectuado con el

paquete **ade4** versión 1.7-4 (Dray y Dufour, 2007) del paquete estadístico **R**.

Además, se utilizaron ecuaciones de estimación generalizada (GEE, por sus siglas en inglés) para analizar la asociación entre los rasgos morfológicos y ecológicos en los taxones vivientes considerando las relaciones filogenéticas. Este método utiliza una aproximación GLM incorporando al modelo las relaciones filogenéticas como una matriz de correlación y ha sido utilizado para (Paradis y Claude, 2002; Morgan, 2009; Cassini, 2013). A su vez, permite utilizar variables categóricas, tales como las categorías de uso de sustrato definidas en esta tesis (para una descripción detallada del método ver Paradis y Claude, 2002). El análisis de GEE fue efectuado mediante el paquete **ape** versión 3.4 (Paradis *et al.*, 2004) del paquete estadístico **R**.

Para la aplicación del análisis de descomposición ortonormal de la varianza de Ollier *et al.* (2006) y del GEE, se utilizó un árbol filogenético combinado (Figura 4.15) cuya construcción se detalla en la sección 3.4.1.

Capítulo 4

Resultados

4.1. Descripciones comparativas cualitativas

A continuación se brinda una breve descripción comparada de cada uno de los elementos postcraneales de los tipoterios y roedores santacrucenses analizados en este trabajo. Para algunos caracteres se realizaron comparaciones con géneros actuales (mayormente roedores, pero también se incorporaron carnívoros para el caso de los tipoterios).

ESCÁPULA

Typotheria

La escápula de los tipoterios santacrucenses (Figura 4.1) presenta un contorno variable. *Hegetotherium* presenta el contorno más rectangular. La porción preservada de la escápula de *Pachyrukhos* no permite definir el contorno con claridad. En los dos *Interatheriidae*, el ángulo anterior no es preciso por lo que el límite entre los bordes anterior y vertebral no está bien definido. En los dos géneros de esta familia, el borde anterior es más convexo que en los dos *Hegetotheriidae*. En *Interatherium* la lámina escapular es subtriangular, en tanto que en *Protypotherium* es subcuadrangular.

En todos los géneros, la fosa infraespinosa tiene una menor dimensión que la supraespinosa. La primera es angosta en sentido anteroposterior y se ensancha hacia el borde vertebral de la escápula; la segunda tiene un desarrollo similar en sus porciones ventral y vertebral. En la fosa supraespinosa hay una expansión media, leve

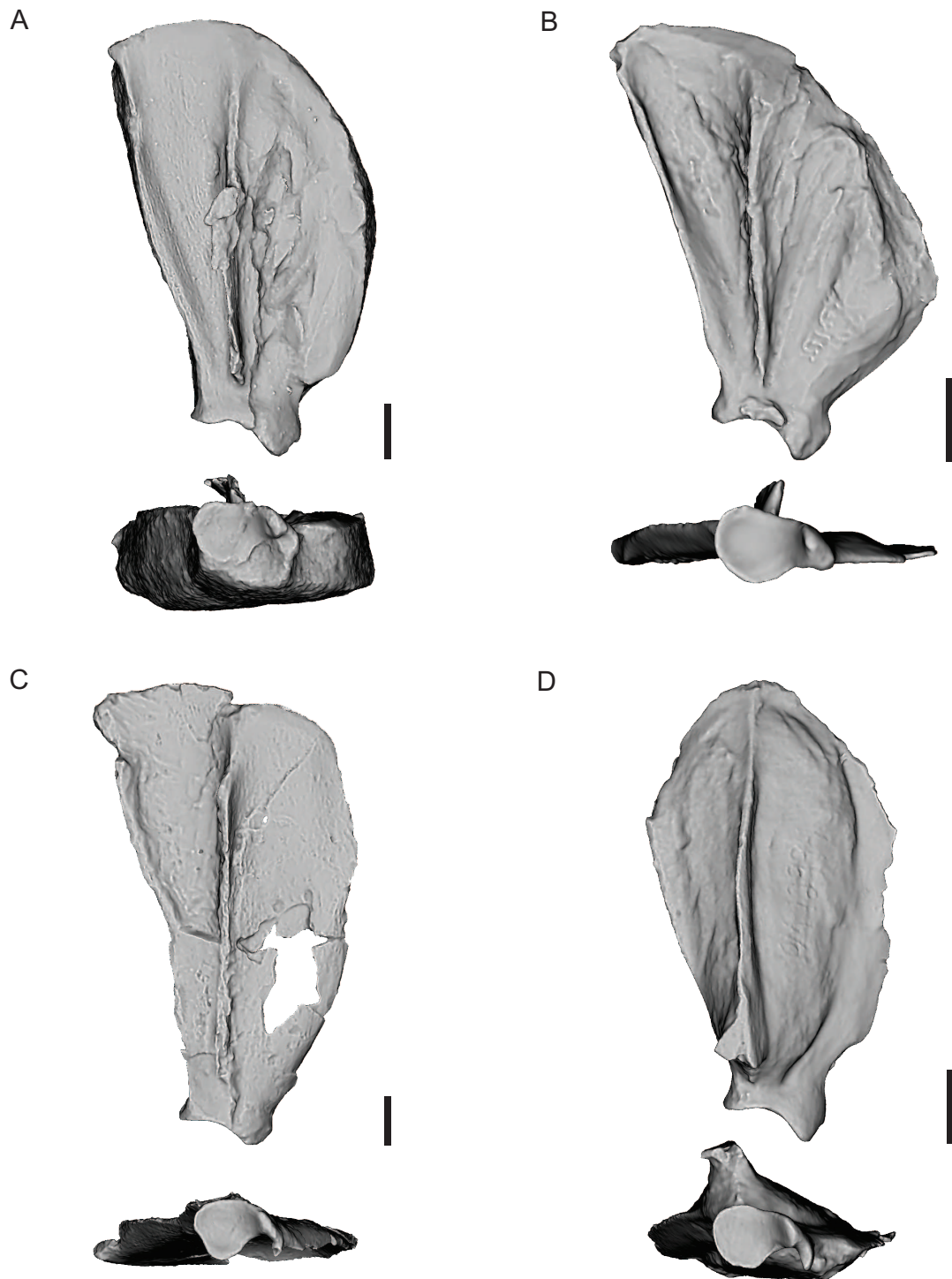


Figura 4.1. Escápulas derechas de *Typotheria* en vista lateral y ventral. **A.** *Protypotherium* FMNH P 13237; **B.** *Interatherium* YPMPU 15041; **C.** *Hegetotherium* FMNH PM 1257 (lateral, invertida) y MPM-PV 3527 (ventral); **D.** *Pachyrukhos* FMNH P 13237. Escala: 10 mm.

en los Hegetotheriidae, más marcada en los Interatheriidae y muy desarrollada en *Interatherium*, en el que esta fosa tiene una forma subtriangular. En *Interatherium* la fosa supraespinosa presenta el borde anterior marcadamente expandido anteriormente, mostrando una forma subtriangular, a diferencia de *Protypotherium* en el que la extensión anterior de esta fosa es mucho menos desarrollada (i. e. el borde anterior de la fosa supraespinosa es convexo y sin proyección anterior). En los dos Hegetotheriidae la fosa supraespinosa presenta una extensión anterior mucho menos marcada (el borde anterior es levemente convexo).

La espina solo se pudo observar en un ejemplar de *Hegetotherium* y en uno de *Protypotherium*. En ambos géneros se preserva el acromion, el cual presenta una proyección posterior (metacromion sensu Croft y Anderson, 2008).

La fosa glenoidea tiene un contorno piriforme en los cuatro taxones, con su eje mayor orientado anteroposteriormente y el ancho máximo en su región posterior. La diferencia entre el ancho posterior y el anterior de esta fosa es menos marcada en *Interatherium*. La fosa glenoidea en vista lateral tiende a ser más cerrada en este último género (i. e. mostrando un ángulo menos obtuso), seguida por la de *Pachyrhinos*.

El tubérculo supraglenoideo presenta un gran desarrollo en *Interatherium*, mucho mayor al de los otros géneros. En los dos Hegetotheriidae, el proceso coracoideo es conspicuo, no sobrepasa el nivel de la fosa glenoidea, y se curva medialmente. En *Protypotherium* el proceso coracoideo tiene una forma similar a la de los dos Hegetotheriidae, pero está menos desarrollado, y en *Interatherium* este proceso es incipiente.

Rodentia

El material registrado de escápula es muy escaso y fragmentario (Figura 4.2), o ausente, como en el caso de *Schistomys*. Este hueso preserva su contorno casi completo solo en un ejemplar de *Eocardia*. En este género las fosas supra e infraespinosas están igualmente desarrolladas y la lámina escapular es elongada y angosta, como en *Pediolagus* y *Dolichotis*. En *Perimys* la lámina escapular es más ancha (más extendida anteroposteriormente) que en *Eocardia* y la fosa supraespinosa es dos veces más ancha que la infraespinosa, al menos en la porción conservada. La diferencia de tamaño entre las fosas supra e infraespinosa es más marcada que la observada en *Cuniculus*.

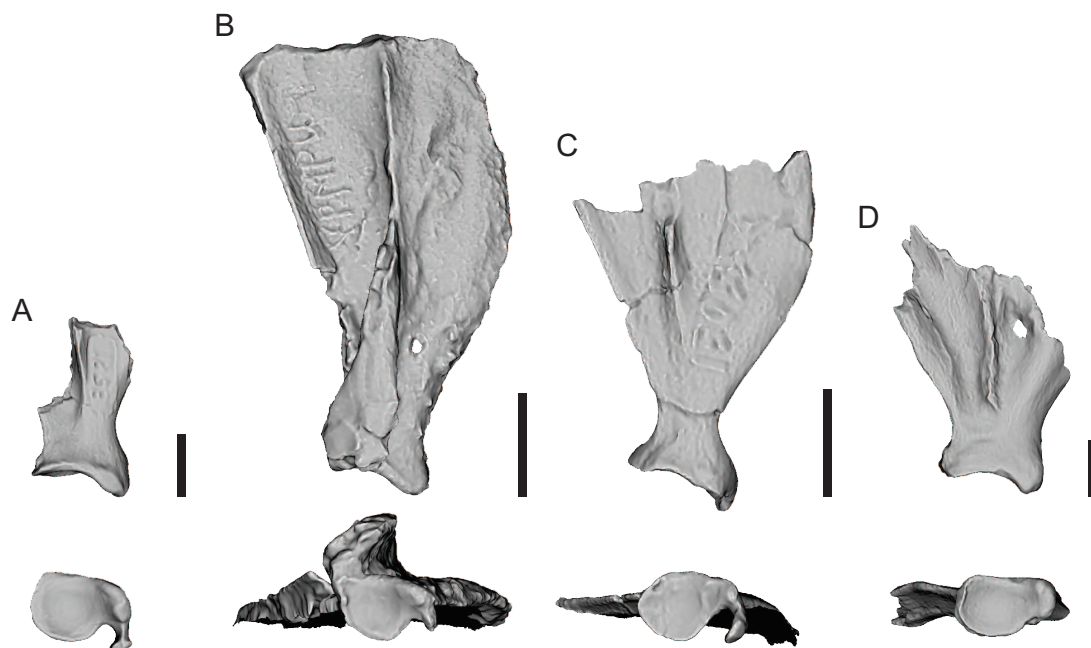


Figura 4.2. Escápulas derechas de Rodentia en vista lateral y ventral. **A.** *Neoreomys* MPM-PV 3521; **B.** *Eocardia* YPM-PV 15211; **C.** *Perimys* MPM-PV 15053; **D.** *Steiromys* MPM-PV 17444. Escala: 10 mm.

El cuello y la porción ventral de la lámina escapular en *Steiromys* son más robustos que en los restantes roedores santacrucenses. En este género, las fosas supra e infraespinosa poseen un desarrollo subigual. La espina de la escápula no está bien preservada (con excepción de la de *Eocardia*). La posición ventral del contacto de la espina con la lámina podría reflejar una escotadura mayor de la escápula, más pronunciada en *Perimys* que en *Neoreomys* y *Steiromys*. En *Eocardia* la escotadura mayor es más pronunciada que en *Cuniculus*, pero menos que en *Cavia* o *Microcavia*. El acromion solo se observó en *Eocardia*. La porción preservada de esta estructura alcanza el nivel de la fosa glenoidea y presenta una expansión posterior. La escotadura menor de la escápula es más profunda en *Perimys* que en los restantes géneros. En *Steiromys* esta escotadura es apenas insinuada. El contorno de la cavidad glenoidea es piriforme en *Neoreomys*, *Eocardia* y *Perimys*. En *Steiromys*, esta estructura es ovalada con su eje mayor orientado anteroposteriormente. El tubérculo supraglenoideo está menos desarrollado en *Eocardia* y *Perimys* que en *Neoreomys* y *Steiromys*. *Steiromys* posee la mayor robustez de este tubérculo.

El proceso coracoideo es corto en *Neoreomys* y *Eocardia* (como en *Cuniculus* y *Dolichotis*) y muy elongado en *Perimys* (similar al de *Lagostomus*). Este proceso no está

preservado en ningún espécimen de *Steiromys*.

HÚMERO

Typotheria

La estructura general de los húmeros (Figura 4.3) es más similar a la de la mayoría de los carnívoros que a la de los roedores de la muestra de comparación. El húmero de *Interatherium* presenta la configuración más robusta, seguido por los de *Hegetotherium* y *Protypotherium*.

El húmero de *Pachyrukhos* es el más esbelto de los cuatro. Los húmeros de *Interatherium* y *Hegetotherium* son menos robustos que los de los roedores cavadores *Ctenomys* y *Lagostomus* y que el del carnívoro cavador *Meles*. En todos los géneros de tipoterios, la cabeza es semiesférica, desplazada posteriormente y con un pico posterior. La convexidad lateromedial de la cabeza es mayor en *Interatherium* que en *Protypotherium* y los dos Hegetotheriidae. La tuberosidad mayor en *Interatherium* es baja y no sobrepasa el nivel de la cabeza. En *Protypotherium* la tuberosidad mayor está un poco más desarrollada y sobrepasa el nivel de la cabeza. En los dos Hegetotheriidae esta tuberosidad muestra el mayor desarrollo, sobre todo en *Hegetotherium*. La tuberosidad menor es similar en todos los géneros, aunque en *Interatherium* es menos extendida proximalmente. El surco bicipital es amplio y mejor delimitado en los Interatheriidae.

La tuberosidad deltoidea está muy marcada y extendida distalmente en *Hegetotherium*, en el que ocupa dos tercios de la longitud del húmero. En los demás géneros, la tuberosidad deltoidea no se extiende más allá de la mitad de la longitud de la epífisis, tal como se observa en *Leopardus*. En ningún caso esta tuberosidad forma una cresta como la que se desarrolla en *Coendou* o *Myocastor* y *Lagostomus*. La cresta supracondilar está muy poco desarrollada. En los dos Interatheriidae es indistinguible del borde lateral del hueso y en los Hegetotheriidae forma una cresta incipiente. En todos los casos la epífisis distal del húmero es más ancha que la proximal (aunque esto es menos marcado en *Pachyrukhos*). Los cuatro géneros tienen un ectepicóndilo incipiente y un gran entepicóndilo. El entepicóndilo es, en general, mayor en *Hegetotherium* e *Interatherium*, medianamente desarrollado en *Protypotherium*

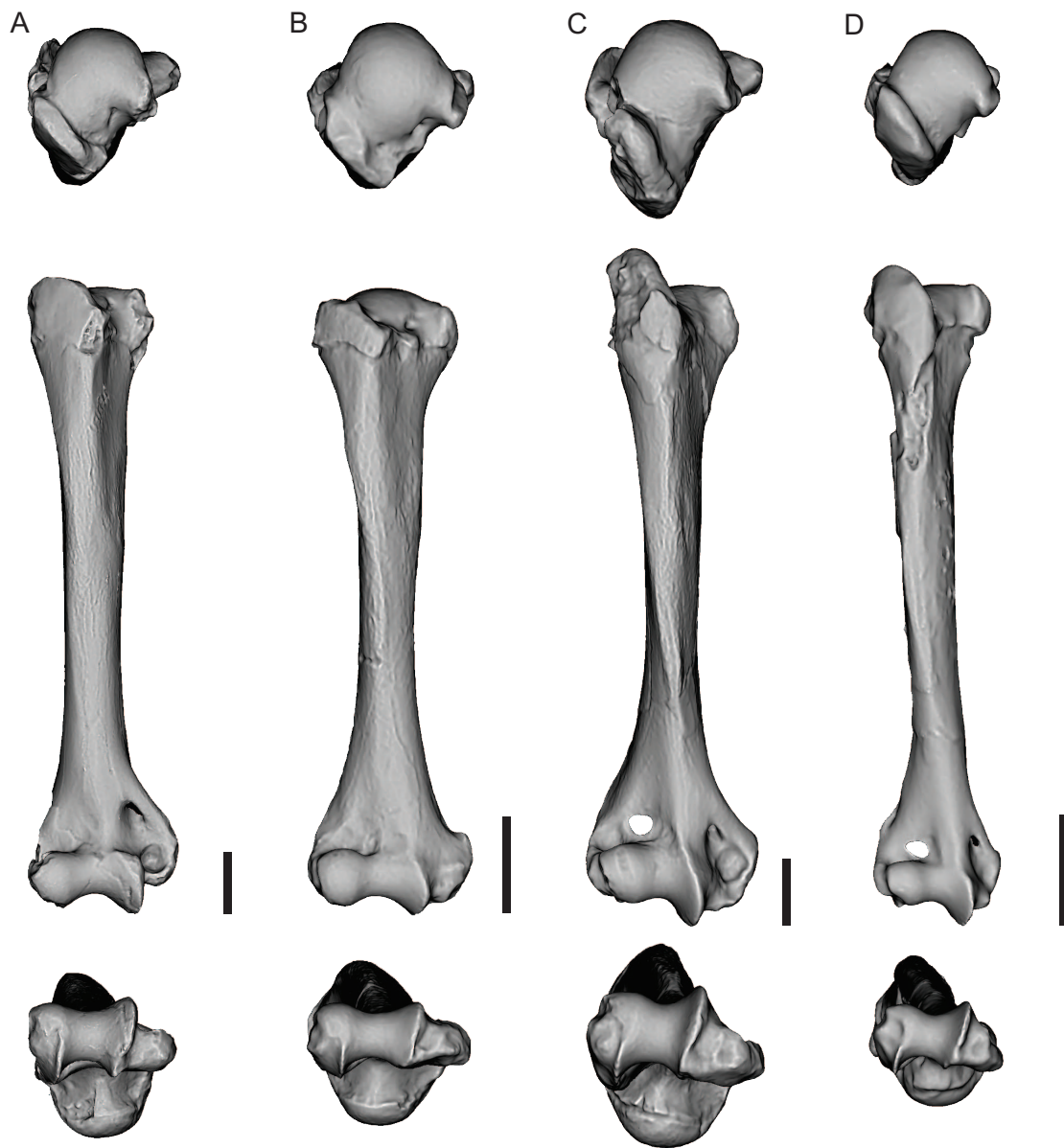


Figura 4.3. Húmeros derechos de Typotheria en vista proximal, anterior y distal. **A.** *Protypotherium* YPMPU 15892 (invertido); **B.** *Interatherium* MACN A 3456 - 3505; **C.** *Hegetotherium* YPMPU 15176; **D.** *Pachyrukhos* FMNH P 12994 (invertido). Escala: 10 mm.

y más pequeño en *Pachyrukhos*. Solo *Interatherium* carece de canal entepicondilar. La fosa olecraneana es profunda en los cuatro tipoterios, pero solo en los dos Hegetotheriidae es perforada, formando un foramen supratroclear. La fosa coronoidea es más visible en *Interatherium* que en los demás. La fosa radial está poco definida en los cuatro tipoterios. La superficie articular distal es alargada lateromedialmente en *Interatherium* y proporcionalmente más corta y alta en los demás tipoterios. El capítulo de los dos Interatheriidae es hemisférico y grande con relación a la superficie articular. En los dos Hegetotheriidae, el capítulo es pequeño en relación a la superficie articular y tiene un contorno un poco más ovoide, con el eje mayor orientado proximodistalmente. El labio medial de la tróclea está poco protruido (proyectado distalmente) en los dos Interatheriidae y muy protruido en los dos Hegetotheriidae. El menor desarrollo de este labio se observa en *Interatherium* y el mayor en *Hegetotherium*. La sumatoria de estas características da como resultado una superficie articular distal con el capítulo y la tróclea de igual desarrollo en los Interatheriidae y una combinación de capítulo relativamente pequeño y labio troclear medial relativamente grande en los Hegetotheriidae. En vista distal, la tróclea en los dos Interatheriidae está alineada con el eje anteroposterior de la epífisis. En contraste, en los Hegetotheriidae la tróclea forma un ángulo en un plano de articulación diferente al plano sagital del húmero, mostrando una orientación anteromedial-posterolateral.

Rodentia

Hay una gran diversidad morfológica entre los húmeros de los roedores santacruceses (Figura 4.4). La morfología general del húmero de *Eocardia* y *Schistomys* es similar a la de *Dasyprocta*. En *Perimys*, *Eocardia* y *Schistomys* el húmero presenta una robustez similar. *Neoreomys* y *Steiromys* presentan los húmeros más robustos, particularmente este último.

La cabeza humeral es más comprimida lateralmente en *Schistomys* y *Perimys* que en los restantes géneros, mientras que en *Steiromys* ésta es semiesférica. En todos los géneros, la cabeza está orientada posteriormente respecto del eje proximodistal del hueso. En *Steiromys*, el desplazamiento posterior de la cabeza es menos marcado que en los otros géneros analizados. Este género presenta, además, la mayor curvatura lateromedial de la cabeza humeral. En *Neoreomys* la tuberosidad mayor no se preserva

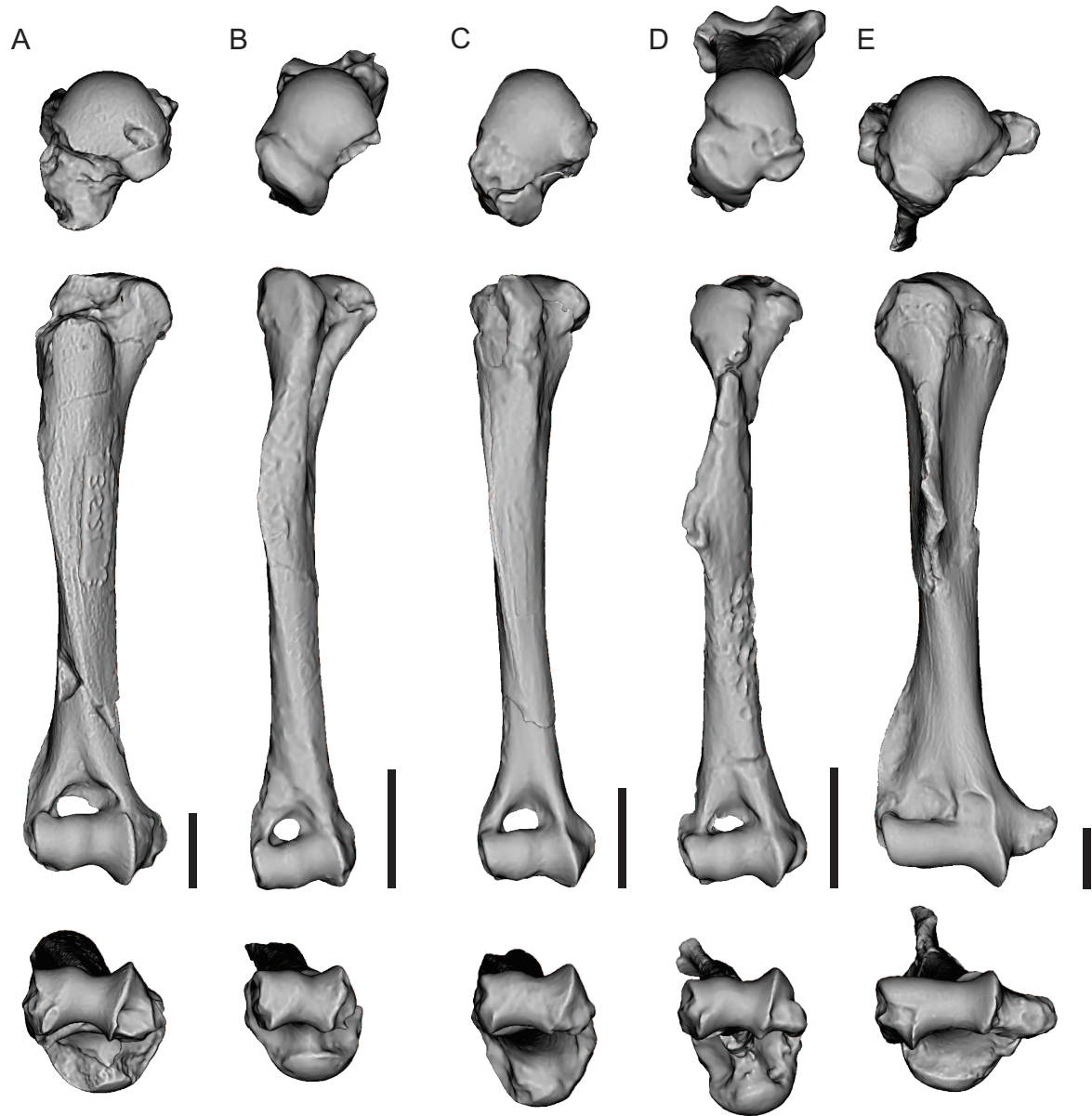


Figura 4.4. Húmeros derechos de Rodentia en vista proximal, anterior y distal. **A.** *Neoreomys* MPM-PV 3521 (invertido); **B.** *Eocardia* YPMPU 15211 (invertido); **C.** *Schistomys* YPMPU 15648 (izquierdo y derecho combinados); **D.** *Perimys* MPM-PV 15053 (invertido); **E.** *Steiromys* MACN A 10055 - 10078. Escala: 10 mm.

en ninguno de los ejemplares analizados. En *Eocardia* la tuberosidad mayor es amplia y alta (sobrepasa el nivel de la cabeza), como en *Dasyprocta*. En *Schistomys* la porción preservada de esta tuberosidad tiene una forma y tamaño similares a los de *Eocardia*. En *Perimys* y *Steiromys* la tuberosidad mayor no alcanza el nivel proximal de la cabeza. En *Neoreomys*, *Schistomys* y *Perimys*, la tuberosidad menor alcanza el nivel de la cabeza (no está preservada en *Eocardia*). En *Steiromys* esta tuberosidad es marcadamente más baja que la cabeza.

El surco bicipital más amplio se observa en *Steiromys*, mientras que el más angosto en *Perimys*. La tuberosidad deltoidea en *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys* ocupa aproximadamente dos tercios del hueso. En *Eocardia* la porción media de esta tuberosidad está proyectada lateralmente respecto del eje medial de la epífisis, como en *Dolichotis*, *Pediolagus* y *Dasyprocta*. En *Perimys* y *Steiromys*, la tuberosidad deltoidea se extiende aproximadamente hasta la mitad del hueso y forma una cresta deltoidea (= cresta deltopectoral) muy pronunciada. En el caso de *Perimys*, esta cresta está orientada lateralmente y se asemeja tanto en posición como en tamaño relativo a la de *Ctenomys*, *Myocastor* y *Lagostomus*. En *Steiromys* la cresta deltoidea tiene forma triangular en vista lateral y se dirige anteriormente, como en *Coendou*. La cresta supracondilar en *Eocardia* y *Schistomys* no está desarrollada. En *Perimys* es muy pequeña, mientras que en *Neoreomys* tiene un desarrollo moderado. En *Steiromys* la cresta supracondilar está muy desarrollada y ocupa el tercio distal del hueso. El ectepicóndilo es incipiente en todos los géneros. El entepicóndilo tiene diferente grado de desarrollo entre los húmeros estudiados. En *Eocardia* está muy poco desarrollado y en *Schistomys* está más protruido. En *Neoreomys* y *Perimys*, el entepicóndilo está más desarrollado que en estos últimos, como en *Cuniculus* y *Dasyprocta*. *Steiromys* tiene el entepicóndilo más extendido medialmente de toda la muestra, siendo casi tan largo como la mitad de la tróclea (es mayor al de *Ctenomys* y *Coendou*). La fosa olecraneana es perforada en todos los géneros, con excepción de *Steiromys*, en el cual es poco profunda. Las fosas radial y coronoidea son solo diferenciables en *Steiromys*. En los otros géneros ambas fosas confluyen en una gran fosa que se conecta a través del foramen supratroclear con la fosa olecraneana. La superficie articular distal presenta una morfología muy similar en *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys*. En estos cuatro géneros es corta lateromedialmente y alta proximodistalmente, con el eje de rotación inclinado en

sentido anteromedial-posterolateral (como en *Dolichotis*, *Pediolagus* y los chinchíllidos actuales). Además, en estos géneros, el capítulo tiene un reborde capitular muy marcado que genera una estructura de pequeña “segunda tróclea” en el capítulo. En *Steiromys* la superficie articular distal está más extendida lateromedialmente que en los restantes géneros y el reborde capitular es incipiente. El labio medial de la tróclea en *Neoreomys*, *Schistomys*, *Perimys* y *Steiromys* está muy protruido distalmente, más que en *Eocardia*.

RADIO

Typotheria

El radio (Figura 4.5) está completamente preservado en los Interatheriidae y *Hegetotherium*. *Interatherium* presenta el radio más robusto de los cuatro tipoterios. La diáfisis tiene una convexidad anterior que es más pronunciada en los Interatheriidae que en los Hegetotheriidae. La mayor curvatura se observa en *Interatherium*. La diáfisis tiene una sección subcircular en la porción proximal y subtriangular en la porción distal.

La cabeza radial tiene un contorno ovalado, siendo más elongada lateromedialmente en *Hegetotherium* que en los Interatheriidae. En el caso de *Protypotherium*, la cabeza radial tiene su eje menor ubicado en su porción lateral, mientras que en el de *Interatherium* este eje se ubica en la porción medial. En *Protypotherium* el eje mayor (lateromedial) de la cabeza radial es perpendicular respecto del eje mayor del hueso. A diferencia de este último género, en *Interatherium* y *Hegetotherium* el eje mayor de la cabeza es oblicuo respecto del eje mayor del hueso, mostrando una orientación lateroproximal-mediobasal. El borde posterior de la cabeza radial es muy convexo en *Interatherium*, menos convexo en *Protypotherium* y casi plano en *Hegetotherium*. La eminencia capitular es apenas insinuada en *Interatherium* y *Hegetotherium* mientras que *Protypotherium* no presenta dicha eminencia. La porción de la fovea radial que articula con la tróclea del húmero es mayor en *Hegetotherium* que en los dos Interatheriidae. Entre estos últimos, el mayor desarrollo de esta porción se da en *Protypotherium*. En los dos Interatheriidae y en *Hegetotherium*, la tuberosidad bicipital está muy desarrollada y tiene un contorno

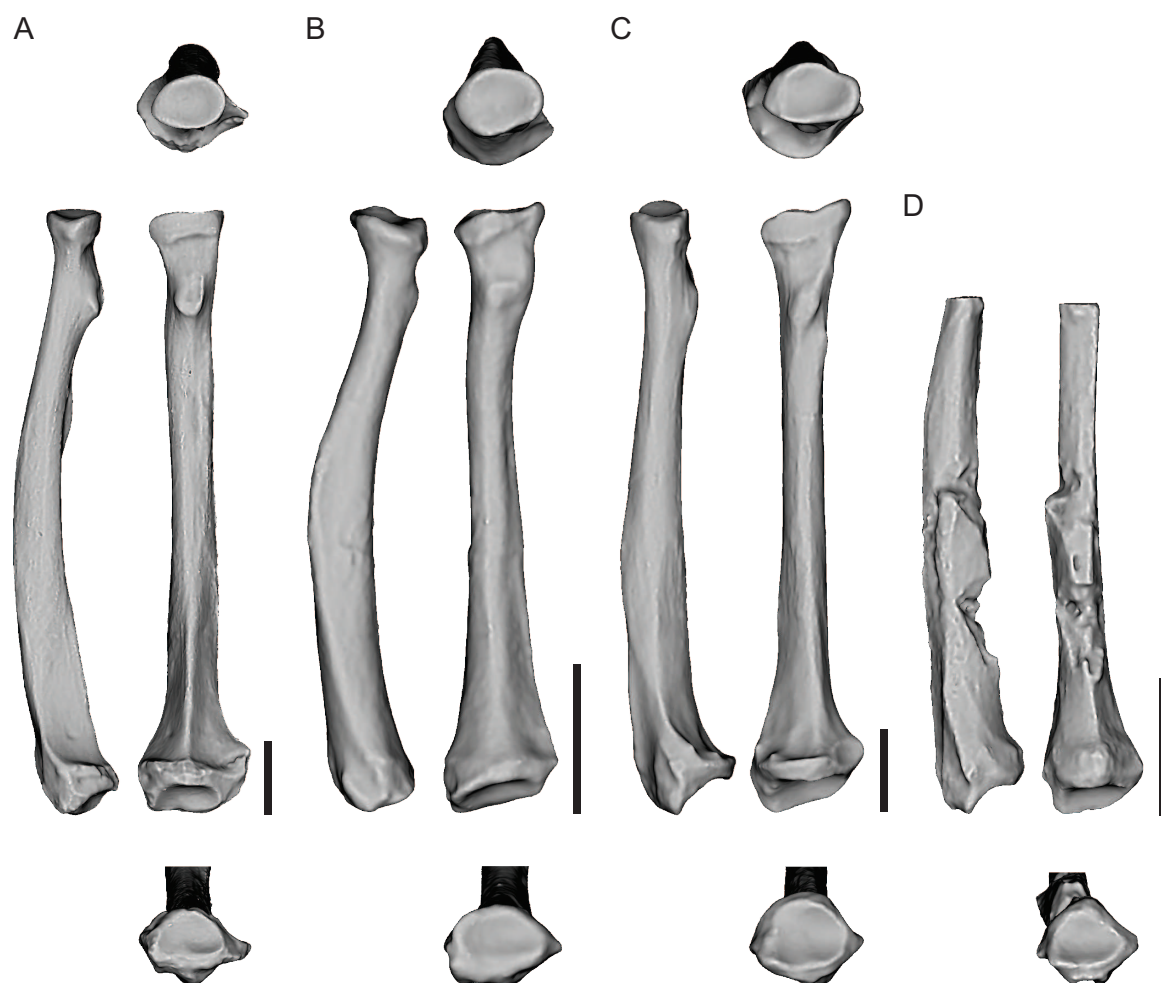


Figura 4.5. Radios derechos de Typotheria en vista proximal, medial, posterior y distal. **A.** *Protypotherium* YPMPU 15828 (invertido); **B.** *Interatherium* MPM-PV 17442; **C.** *Hegetotherium* MPM-PV 4172; **D.** *Pachyrukhos* YPMPU 15743 (invertido). Escala: 10 mm.

ovalado.

En los cuatro tipoterios, la epífisis distal es ancha y el proceso estiloides tiene una posición anteromedial. Este proceso está poco desarrollado en los dos Interatheriidae y está levemente más protruido distalmente en los dos Hegetotheriidae. La carilla articular carpal presenta en todos los casos una concavidad suave, con su eje mayor dispuesto lateromedialmente, y una mayor concavidad anteroposterior sin restricciones aparentes al movimiento de la articulación con el carpo. En cada género esta superficie tiene un contorno característico con el lado menos curvo en posición anterior: en *Protypotherium* tiene forma de “D”, en *Interatherium* es ovalada, en *Hegetotherium* es semicircular y en *Pachyrukhos* tiene forma de triángulo equilátero.

Rodentia

Solo se preserva la diáfisis completa de los radios de *Neoreomys*, *Eocardia* y *Perimys* (Figura 4.6). En los tres casos la diáfisis está curvada de manera similar, formando una concavidad posterior. El radio más robusto es el de *Neoreomys*, el cual se asemeja al de *Cuniculus*. El más esbelto es el de *Perimys*, más similar al de *Dasyprocta*. El radio de *Eocardia* es de robustez intermedia entre del de *Neoreomys* y el de *Perimys*, siendo levemente más recto que en estos últimos. En todos los géneros la sección transversal de la diáfisis es ovalada (expandida lateromedialmente) en su porción proximal, subcircular en su porción media y levemente subtriangular en su porción distal.

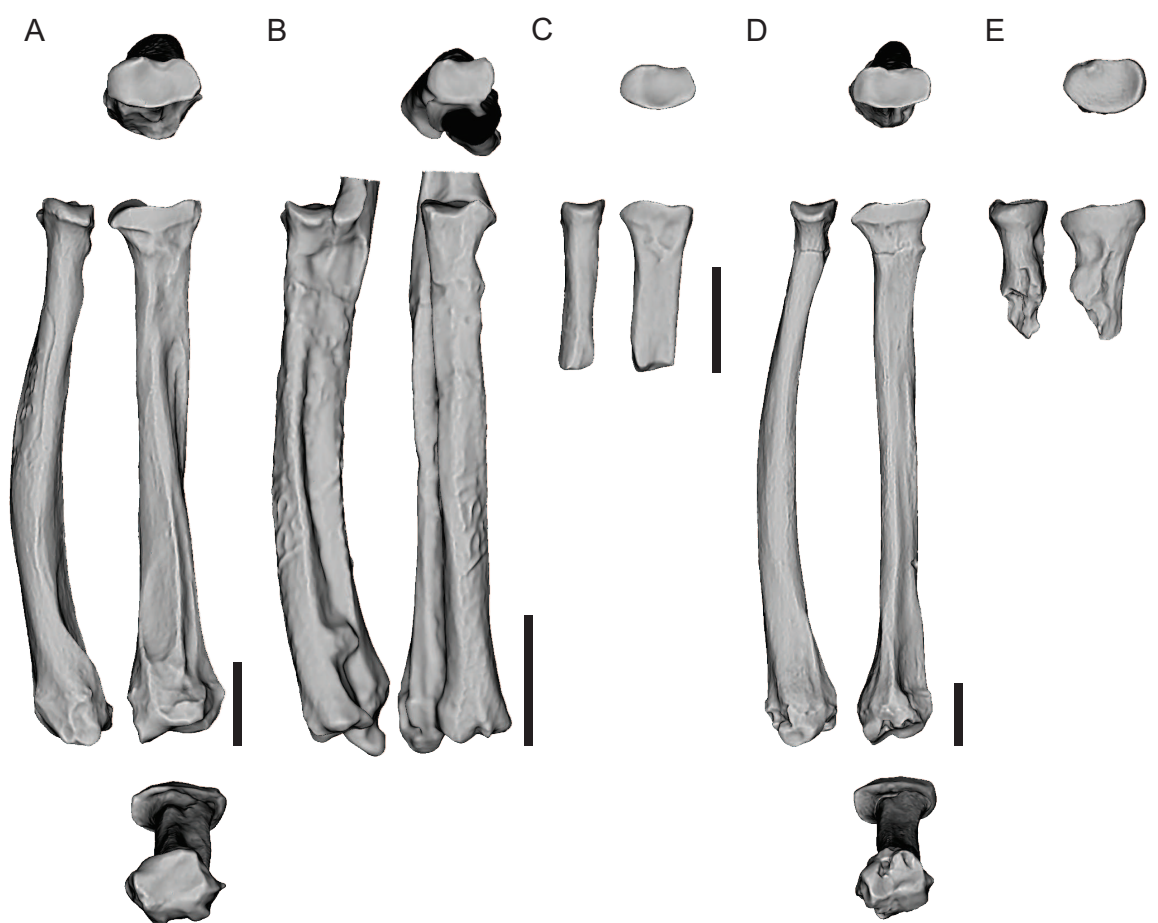


Figura 4.6. Radios derechos de Rodentia en vista proximal, medial, posterior y distal. **A.** *Neoreomys* MPM-PV 3521 (invertido); **B.** *Eocardia* YPMPU 15211 (invertido, unido a ulna); **C.** *Schistomys* YPMPU 15648; **D.** *Perimys* MPM-PV 17443 (invertido); **E.** *Steiromys* MACN A 10055 - 10078 (invertido). Escala: 10 mm.

La cabeza radial de *Neoreomys* es muy alargada en sentido lateromedial. En *Perimys*, y en menor grado en *Schistomys*, la cabeza radial es también elongada lateromedialmente, pero menos que en *Neoreomys*. En *Eocardia* la cabeza radial es menos extendida lateromedialmente y muestra un contorno subrectangular. La cabeza radial de *Steiromys* tiene un contorno ovalado. En concordancia con el reborde capitular presente en el húmero, las cabezas radiales de *Neoreomys*, *Schistomys* y *Perimys* tienen una expansión lateral diferenciada. Esta expansión está menos marcada en *Eocardia*. En *Neoreomys*, *Schistomys* y *Perimys* se observa una expansión medial que articula con la cara medial de la tróclea del capítulo. En *Eocardia* esta expansión medial también está menos marcada. El borde posterior de la cabeza radial en *Eocardia* y *Schistomys* tiene un contorno levemente convexo. En *Neoreomys* y *Perimys* es levemente sigmoideo. En *Steiromys* este borde es muy convexo. La tuberosidad bicipital solo está bien marcada y protruida en *Steiromys*.

La epífisis distal (no preservada en *Schistomys* y *Steiromys*) es muy robusta en *Neoreomys*, más que la de *Eocardia* y *Perimys*. Tanto la carilla articular carpal de *Neoreomys* como la de *Perimys* son complejas (con convexidades y concavidades), con una estructura muy similar a la presente en *Cuniculus* y *Dasyprocta*. En *Neoreomys* y *Perimys*, el proceso estiloides es muy robusto y extendido anteroposteriormente.

ULNA

Typotheria

La configuración general de la ulna (Figura 4.7) se asemeja más a la de los carnívoros que a la de los roedores analizados. Esta semejanza se debe mayormente a la expansión anteroposterior de la diáfisis y la forma de la escotadura troclear poco extendida lateromedialmente y una escotadura radial de posición principalmente lateral. La robustez de este hueso es muy marcada en *Interatherium* y *Hegetotherium*. La ulna de *Protypotherium* es más grácil que la de estos últimos y más robusta que la de *Pachyrukhos*, quien presenta la ulna más esbelta entre los tipoterios santacrucenses.

La diáfisis, en vista lateral, tiene forma sigmoidea en todos los casos (como en la mayoría de los mamíferos), más marcada en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. *Hegetotherium* e *Interatherium* tienen una diáfisis más recta, con una leve convexidad

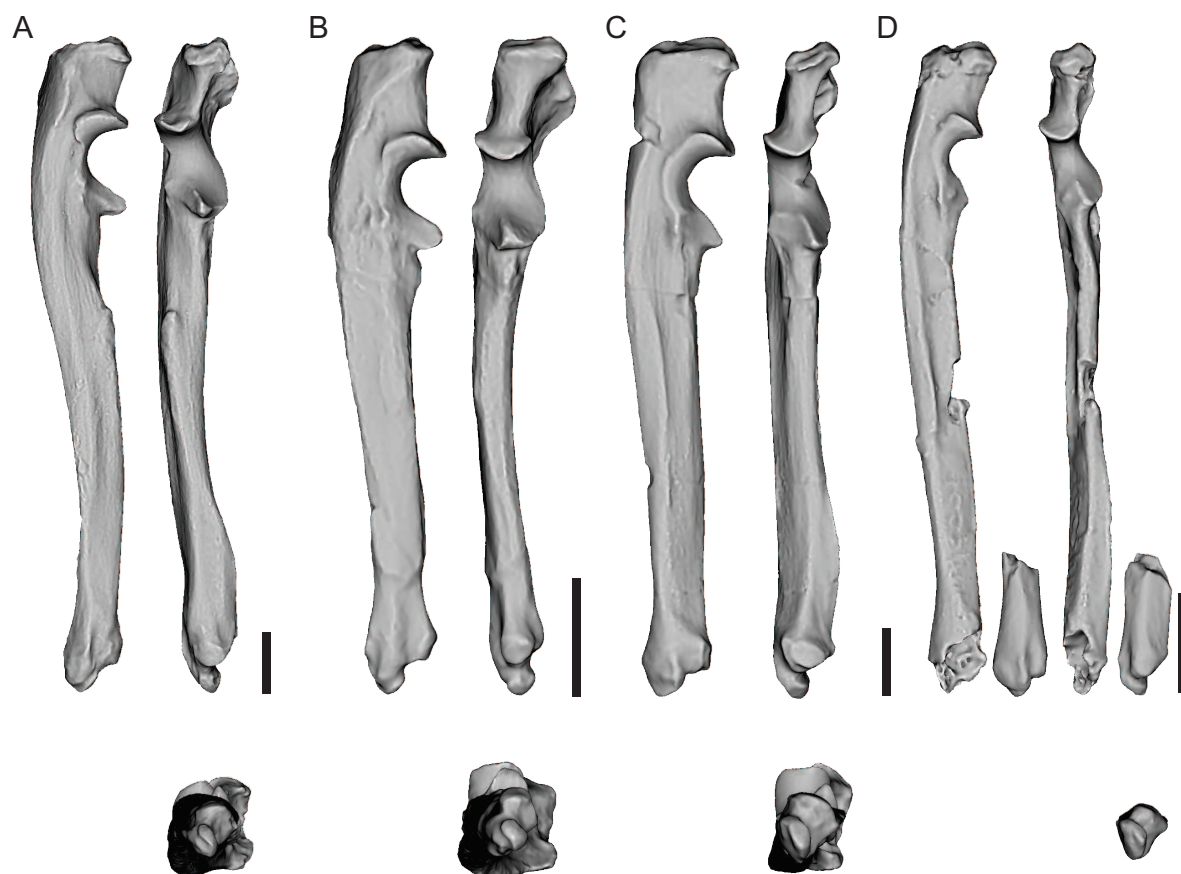


Figura 4.7. Ulnas derechas de *Typotheria* en vista lateral, anterior y distal. **A.** *Protypotherium* YPMPU 15828 (invertida); **B.** *Interatherium* AMNH 9557; **C.** *Hegetotherium* MPM-PV 4172; **D.** *Pachyrukhos* YPMPU 15828 (proximal y anterior, invertida) y YPMPU 15743 (anterior y distal, invertida). Escala: 10 mm.

del borde posterior en este último género, similar a la observada en *Leopardus* o *Coendou*. En vista anterior, la diáfisis muestra una evidente concavidad medial en los dos *Interatheriidae*, mientras que en los dos *Hegetotheriidae* el eje proximodistal es recto.

El olécranon es robusto y muy rugoso en todos los casos. *Interatherium* posee el olécranon más robusto. El largo del olécranon respecto del largo total del hueso es mayor en *Interatherium* y *Hegetotherium* que en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. En vista anterior, el olécranon presenta una proyección medial de su porción posteroproximal en *Hegetotherium*, *Protypotherium* e *Interatherium*, la cual es más pronunciada en este último género.

En *Interatherium* el diámetro anteroposterior del olécranon disminuye hacia su

extremo proximal. También en vista anterior, en *Hegetotherium* el olécranon presenta una configuración subcuadrangular, con sus diámetros anteroposterior proximal y distal subiguales. La escotadura troclear está orientada oblicuamente con respecto al eje mayor de la ulna (como en la mayoría de los mamíferos) en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. En *Hegetotherium* esta oblicuidad es muy leve (casi en línea con el eje proximodistal del hueso) y en *Interatherium* es prácticamente paralela al eje mayor del hueso. El proceso coronoides lateral tiene muy poco desarrollo en todos los casos. La protrusión anterior del proceso coronoides medial (un rasgo mejor observado en vista lateral) es incipiente en *Pachyrukhos* y medianamente desarrollado en *Hegetotherium*. En los dos *Interatheriidae* esta protrusión es mayor. En *Interatherium* se observa el proceso coronoides medial más robusto.

La escotadura radial es oblicua en todos los casos, subrectangular en los dos *Interatheriidae* y lentiforme en los dos *Hegetotheriidae*. La curvatura de la escotadura radial, sobre el plano transversal, es levemente convexa en los dos *Interatheriidae* y *Hegetotherium* y plana en *Pachyrukhos*. Distalmente, sobre el lado medial de la diáfisis, la cresta para el *pronator quadratus* está muy desarrollada en *Protypotherium* y *Hegetotherium*. Esta cresta está menos protruida y más extendida proximodistalmente en *Pachyrukhos*, siendo imperceptible en *Interatherium*.

La circunferencia articular es más amplia en *Hegetotherium* que en los demás géneros. El proceso estiloides en los *Interatheriidae* presenta una carilla articular carpal corta en sentido anteroposterior y separada de la diáfisis por una leve constricción. En los *Hegetotheriidae* esta carilla está elongada anteroposteriormente y no está separada de la diáfisis por una constricción. En todos los casos la carilla articular carpal está orientada anteromedialmente.

Rodentia

La diáfisis completa de la ulna (Figura 4.8) solo está preservada en *Eocardia*, aunque la de *Perimys* se pudo reconstituir a partir de fragmentos de diferente lateralidad de este hueso (véase Metodología). En estos dos géneros la diáfisis es sigmoidea, con una convexidad anterior en su porción mediodistal y una convexidad posterior en su porción medioproximal (más marcada en *Perimys*), de manera similar a lo que ocurre en la mayoría de los roedores actuales. Las diáfisis de los otros géneros

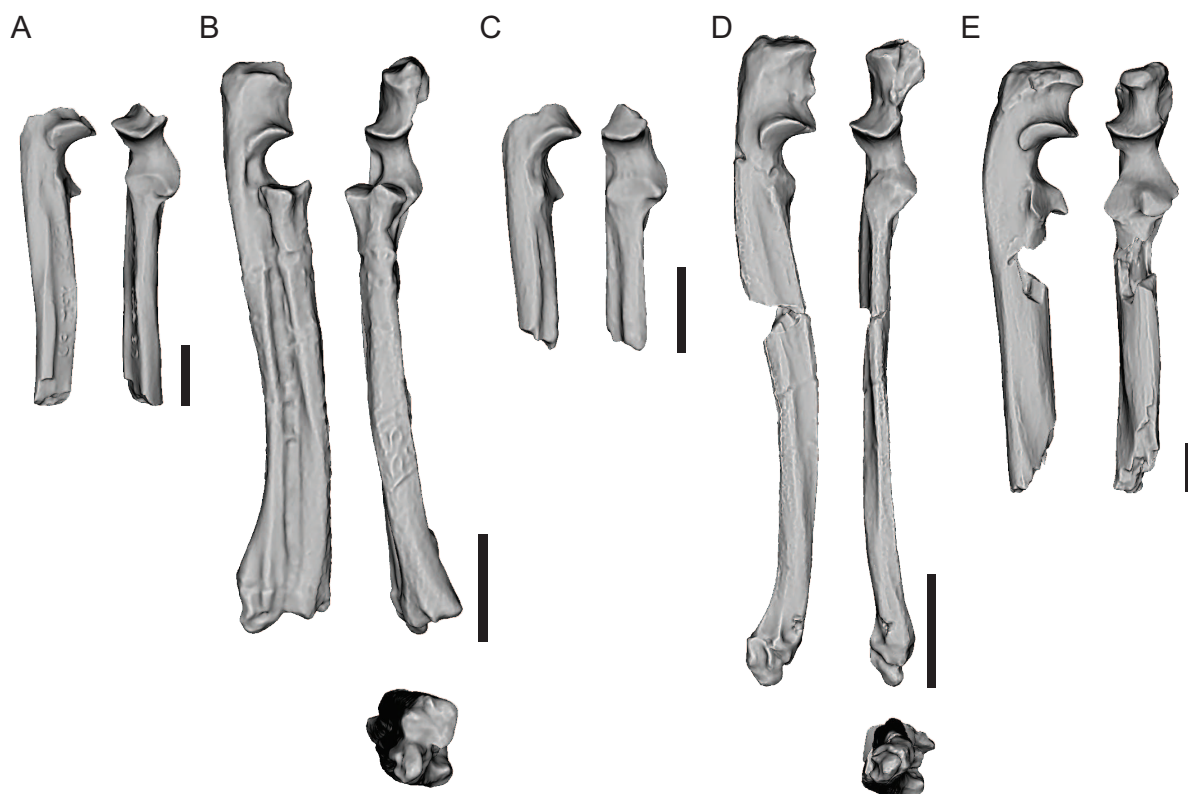


Figura 4.8. Ulnas derechas de Rodentia en vista lateral, anterior y distal. **A.** *Neoreomys* YPMPU 15394 (invertida); **B.** *Eocardia* YPMPU 15211 (invertida, unida a radio); **C.** *Schistomys* YPMPU 15648; **D.** *Perimys* MPM-PV 15053 (izquierda y derecha combinadas); **E.** *Steiromys* MACN A 10055 - 10078 (invertida). Escala: 10 mm.

son fragmentarias. A partir de la porción preservada, se puede interpretar que la diáfisis de *Neoreomys* tiene una configuración sigmoidea, similar a las de *Perimys* y *Eocardia*. *Schistomys* y *Steiromys* tienen un eje más recto. *Steiromys* tiene una convexidad posterior muy marcada en el segmento proximal.

El olécranon no está preservado en *Neoreomys* ni en *Schistomys*. En *Eocardia* y *Perimys* es amplio, cuadrangular y robusto, similar a los de *Cuniculus* y *Dasyprocta*, y más corto que los de *Cavia*, *Myocastor* y *Lagostomus*. *Steiromys* también posee un olécranon cuadrangular y robusto, pero relativamente más corto que el de *Eocardia* y *Perimys*, orientado anteriormente con respecto al eje proximodistal del hueso.

La escotadura troclear en todos los géneros, con excepción de *Steiromys*, es oblicua con respecto al eje proximodistal de la ulna (como ya se dijo, una condición muy común entre los mamíferos). En *Steiromys* es mayormente coincidente con este eje, como en *Coendou*. Solo *Steiromys* tiene un proceso coronoides lateral muy desarrollado. En los demás géneros este proceso es incipiente. El proceso coronoides

medial menos desarrollado se observa en *Perimys* y está levemente más desarrollado en *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys*. *Steiromys* posee un proceso coronoides medial muy grande, expandido lateromedialmente y formando una plataforma que habría encajado en la fosa coronoidea del húmero durante la flexión.

La escotadura radial es levemente oblicua en *Neoreomys*, pero mayormente perpendicular al eje mayor del hueso en todos los otros géneros. Esta escotadura es levemente cóncava sobre el plano transversal en *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys*, plana en *Perimys* y muy cóncava en *Steiromys*. El proceso estiloides es alargado anteroposteriormente en *Eocardia* y subcilíndrico en *Perimys* (este proceso no se conoce en los restantes géneros).

HUESO COXAL

Typotheria

El hueso coxal (Figura 4.9) es conocido en todos los taxones, representado por el acetábulo, isquion y, al menos, una porción del pubis e ilion. El ala ilíaca no se preserva completa en ningún caso, aunque en *Interatherium* está casi completamente preservada, con excepción de una porción del borde anterior de la cresta ilíaca. La fosa glútea es más amplia en *Protypotherium* y los dos Hegetotheriidae que en *Interatherium*. Asimismo, este último género tiene el mayor desarrollo relativo de la fosa ilíaca, cuyo ancho es próximo a la mitad del ancho de la fosa glútea.

El tubérculo para el origen del *rectus femoris* es más pronunciado en los Interatheriidae que en los Hegetotheriidae, en quienes casi no se diferencia del resto de la superficie del ilion. En ninguno de los cuatro géneros se observa una eminencia iliopúbica. El acetábulo tiene un mayor tamaño relativo respecto a la longitud preservada del isquion en *Pachyrhinos* que en el resto de los géneros, aunque, como se destaca más abajo, es *Interatherium* el que posee la cabeza humeral más desarrollada. La escotadura acetabular es muy amplia en relación al tamaño del acetábulo.

El isquion es más robusto en *Interatherium* que en los otros tres géneros. La tuberosidad isquiática está más desarrollada en los dos Hegetotheriidae que en los Interatheriidae, y en *Protypotherium* es mayor que en *Interatherium*.

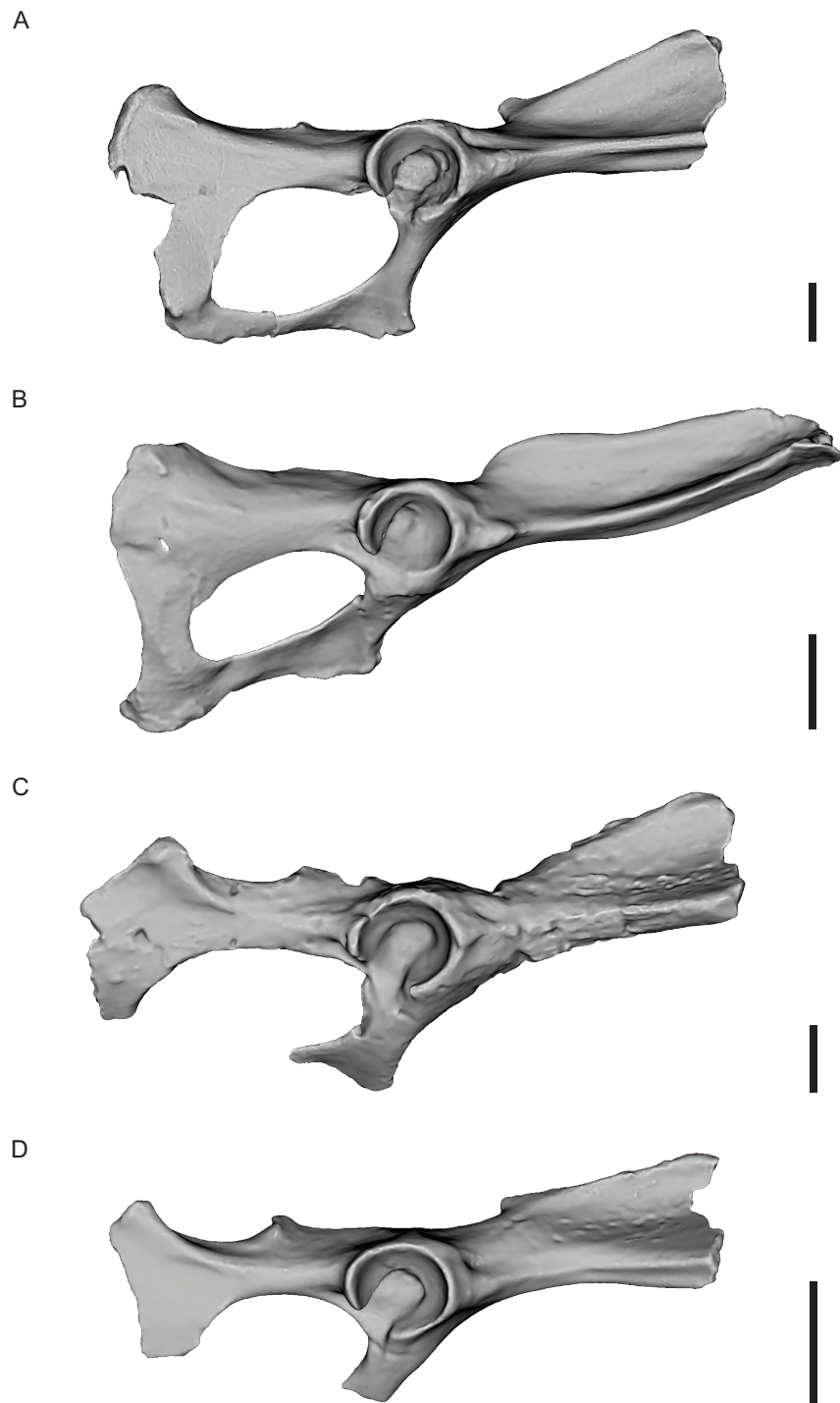


Figura 4.9. Huesos coxales derechos de Typotheria en vista ventrolateral. **A.** *Protypotherium* YMPMU 15828; **B.** *Interatherium* MPM-PV 3527; **C.** *Hegetotherium* MPM-PV 4173; **D.** *Pachyrukhos* FMNH P 12994. Escala: 10 mm.

Rodentia

El material de cintura pélvica de la muestra de roedores (Figura 4.10) es muy fragmentario. Solo se preserva el hueso coxal completo de *Eocardia*, no habiendo registro de ningún fragmento de este hueso para *Perimys* y preservándose solo el acetábulo y parte del isquion en *Schistomys*. El ala ilíaca en *Eocardia* (solo completamente preservada en este género) tiene una configuración muy similar en grado de profundidad y disposición de las fosas ilíaca y glútea (tanto de la fosa glútea dorsal como de la ventral), a la de *Pediolagus*, aunque es un poco más corta con respecto a la longitud total del hueso. En *Neoreomys* el ala ilíaca, la cual preserva gran parte de las fosas ilíaca y glútea, tiene una morfología muy similar a la de *Cuniculus*.

El tubérculo del *rectus femoris* está muy desarrollado en *Neoreomys* y *Eocardia* y es prominente en *Steiromys*, aunque en menor medida que en los demás géneros. La eminencia iliopúbica es muy prominente en *Neoreomys*, poco desarrollada en *Steiromys* y apenas insinuada en *Eocardia* (como en *Dolichotis*).

El acetábulo tiene un tamaño variable con respecto al resto del hueso. Es muy grande en *Steiromys*, siendo mayor que el de *Neoreomys* (considerando en ambos casos su tamaño relativo con respecto a la porción preservada de la hoja ilíaca). *Eocardia* presenta un acetábulo pequeño respecto de la longitud total de la pelvis. La escotadura acetabular es angosta con respecto al tamaño del acetábulo en *Eocardia* y *Schistomys*, siendo algo más amplia en *Neoreomys* y más aún en *Steiromys*. La región isquio-púbica se encuentra muy pobremente preservada en todos los casos. *Neoreomys* presenta una mayor robustez de esta región, tanto del isquion como del pubis, con respecto a *Eocardia* y *Steiromys*.

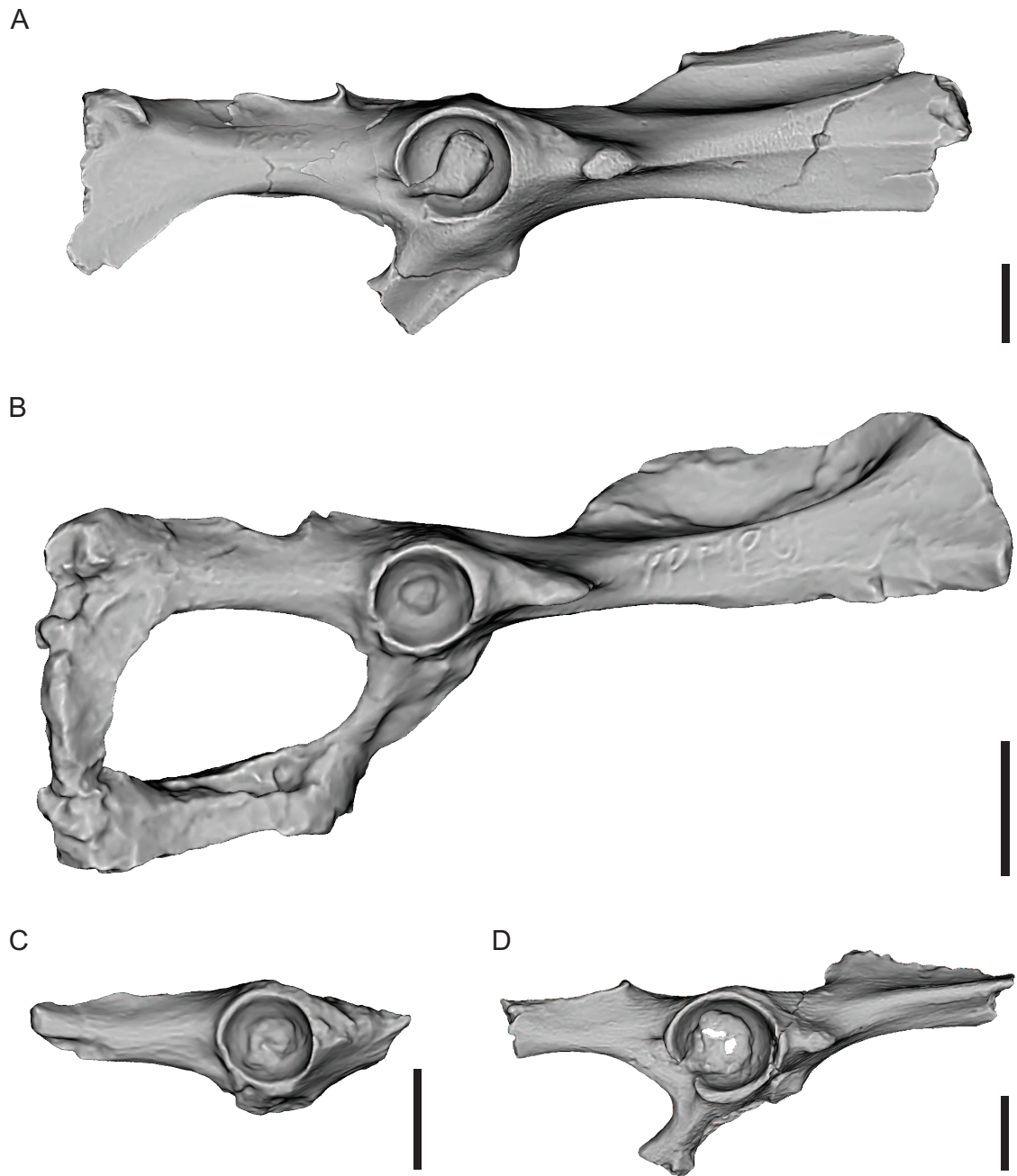


Figura 4.10. Hueso coxales derechos de Rodentia en vista ventrolateral. **A.** *Neoreomys* MPM-PV 3521 (izquierdo y derecho combinados); **B.** *Eocardia* YPMPU 15211; **C.** *Schistomys* YPMPU 15648 (invertido); **D.** *Steiromys* MPM-PV 17445. Escala: 10 mm.

FÉMUR

Typotheria

El fémur de los tipoterios (Figura 4.11) no presenta una diversidad morfológica muy marcada. El más robusto es el de *Interatherium*, seguido del de *Hegetotherium*, luego por el de *Protypotherium* y por último por el de *Pachyrukhos*, que presenta una configuración esbelta, con las epífisis relativamente más pequeñas que en los demás géneros. La diáfisis es de sección semicircular y levemente expandida lateromedialmente, una condición más marcada en *Interatherium* (aunque este rasgo es variable entre los especímenes de este género).

La cabeza del fémur es hemisférica en todos los casos. La superficie articular de la cabeza está extendida lateralmente hacia el cuello en su región posterproximal y su borde lateral no está claramente definido. La carilla articular presenta una expansión posterolateral que es incipiente en los dos Hegetotheriidae y muy desarrollada en los dos Interatheriidae, especialmente en *Interatherium*. El tamaño relativo de la cabeza respecto del resto del hueso es mayor en *Interatherium*. El cuello es muy corto (aunque más elongado en *Pachyrukhos*) y casi tan ancho como el diámetro mayor de la cabeza. La *fovea capitis* es más profunda en los dos Interatheriidae y más somera en los dos Hegetotheriidae.

El trocánter mayor alcanza el nivel de la cabeza o apenas la sobrepasa en *Protypotherium* y *Hegetotherium*. En *Interatherium* el trocánter mayor es más bajo que la cabeza, al menos en la mayoría de los especímenes estudiados. El menor desarrollo del trocánter mayor se observa en *Pachyrukhos*, siendo más bajo que en *Interatherium*. En todos los casos, el trocánter menor está ubicado en el tercio más proximal del hueso, forma una cresta triangular expandida proximodistalmente y es de posición medial, de modo que es visible en vista anterior.

La mayor expansión del tercer trocánter se observa en *Hegetotherium*. Este trocánter también está bien desarrollado en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*, aunque en el primero varía su desarrollo entre los especímenes estudiados. En *Interatherium*, el grado de expansión del tercer trocánter también es variable en los especímenes estudiados, pero en ningún caso alcanza el grado de desarrollo que se observa en los restantes géneros.

La epífisis distal es subcuadrangular en los dos Hegetotheriidae (tan ancha



Figura 4.11. Fémures derechos de Typotheria en vista proximal, anterior y distal. **A.** *Protypotherium* MPM-PV 4336 (invertido); **B.** *Interatherium* YPMPU 15041 (invertido); **C.** *Hegetotherium* MPM-PV 4172; **D.** *Pachyrukhos* FMNH P 12994. Escala: 10 mm.

lateromedialmente como larga en sentido anteroposterior), un rasgo observable en vista distal. Esta epífisis tiene un aspecto radicalmente diferente entre los dos *Interatheriidae*, es angosta (más alta anteroposteriormente) en *Protypotherium* y ancha en *Interatherium* (más ancha lateromedialmente). Los dos labios del surco patelar tienen aproximadamente el mismo desarrollo, excepto en *Interatherium*, en el cual el labio medial protruye más que el lateral. El surco patelar de *Protypotherium* y *Hegetotherium* es similar y difiere del de los otros dos géneros. En *Interatherium* este surco se ensancha hacia su porción distal, mientras que en *Pachyrukhos* el surco patelar es marcadamente más angosto en relación al ancho de la epífisis distal que en los otros géneros. La orientación del surco patelar es variable entre los especímenes. Los cóndilos y epicóndilos tienen aproximadamente el mismo desarrollo en todos los géneros. La porción posterior del cóndilo lateral está orientada posteromedialmente en *Interatherium*, a diferencia del resto de los géneros, en los cuales se orienta posteriormente.

Rodentia

El fémur de *Schistomys* es el más esbelto, seguido por el de *Eocardia* y el de *Perimys* (Figura 4.12). El fémur de *Neoreomys* es más robusto que el de los dos últimos, pero menos que el de *Steiromys*.

La cabeza femoral es hemisférica en todos los casos, presenta bordes bien definidos y no se extiende lateralmente hacia el cuello. En *Neoreomys* hay una mayor diferencia entre el ancho de la cabeza y el cuello que en los demás géneros. El tamaño relativo de la cabeza con respecto a la longitud de la diáfisis es muy pequeño en *Schistomys* y un poco mayor en *Eocardia*, *Perimys* y *Neoreomys*. La cabeza de *Steiromys* es relativamente muy grande, tal como en *Coendou*. El cuello está bien delimitado en todos y es mucho más robusto en *Steiromys* que en los demás géneros. El trocánter mayor en todos los casos está bien desarrollado. Es más alto en *Schistomys* (en el cual sobrepasa ampliamente el nivel de la cabeza), similar al de *Pediolagus* y un poco más bajo en *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys*, tal como se observa en *Cuniculus* y *Dasyprocta*. En *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys*, el trocánter mayor sobrepasa también el nivel de la cabeza pero en menor grado que en *Schistomys*. El menor desarrollo en altura del trocánter mayor se observa en *Steiromys*, en el cual no sobrepasa el nivel de la cabeza y

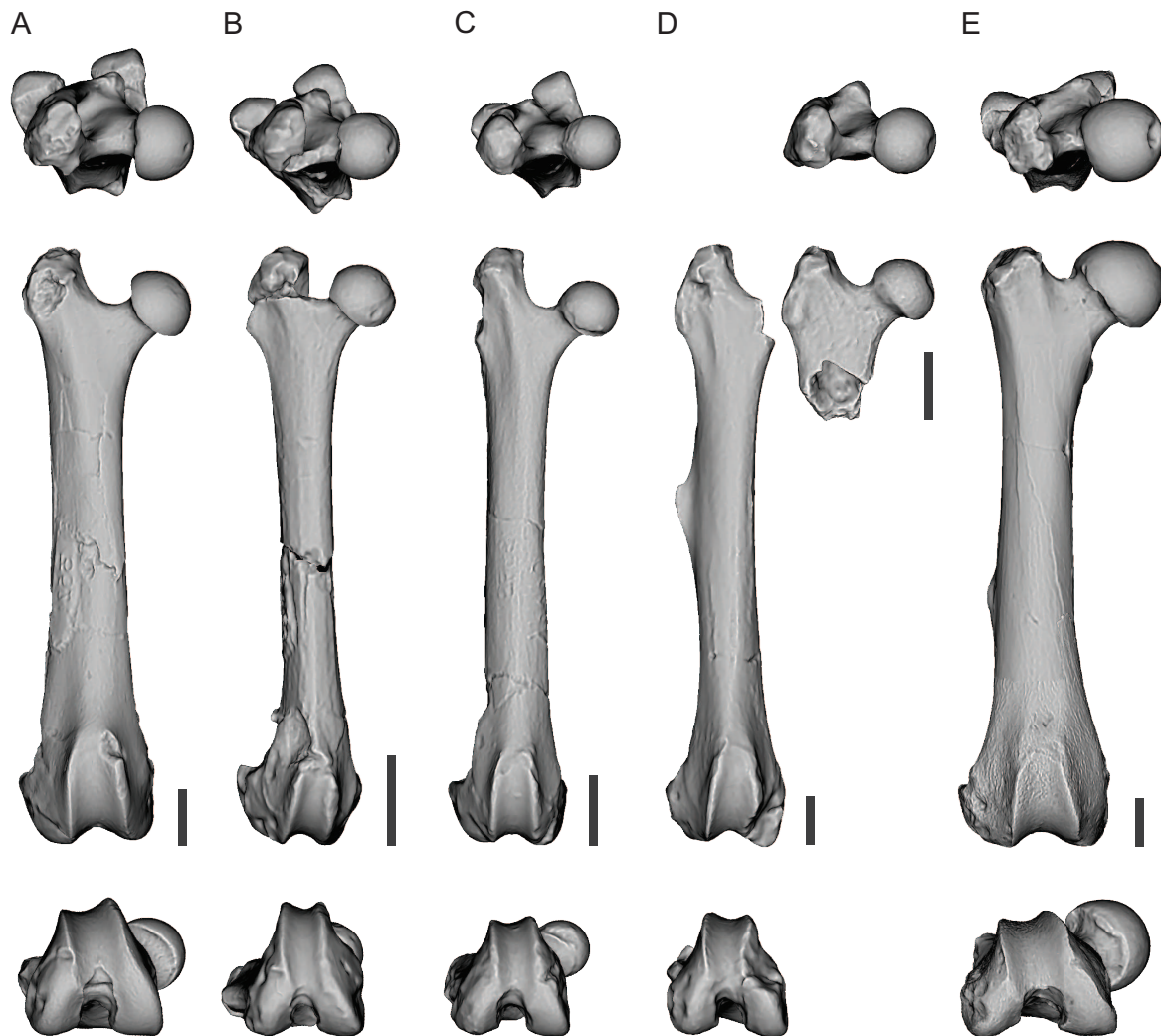


Figura 4.12. Fémures derechos de Rodentia en vista proximal, anterior y distal. **A.** *Neoreomys* MPM-PV 3521 (invertido); **B.** *Eocardia* MPM-PV 3683 (mal pegado, invertido); **C.** *Schistomys* YPMPU 15648 (invertido); **D.** *Perimys* MPM-PV 17443 (anterior y distal) y MPM-PV 3684 (proximal y anterior, invertido); **E.** *Steiromys* MPM-PV 17444 (izquierdo y derecho combinados). Escala: 10 mm.

es más bajo que el de *Coendou*. El trocánter menor es posterior en *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* y más medial en *Steiromys* (como en *Coendou*).

El tercer trocánter no se observa en *Eocardia* ni en *Schistomys*. La región donde estaría este trocánter no se preserva en los ejemplares de *Neoreomys*, pero en el ejemplar YPMPU 15629, representado por un fémur izquierdo aislado (con una morfología idéntica a la del fémur de *Neoreomys*), el tercer trocánter es incipiente y se ubica distalmente en la segunda mitad de la diáfisis. En *Steiromys* el tercer trocánter está más marcado y se ubica en esta misma posición (como en *Coendou*, *Dasyprocta*, *Cuniculus* y *Lagidium*). El tercer trocánter de *Perimys* es el más conspicuo de la muestra y está ubicado sobre la mitad de la diáfisis, como también puede constatarse en *Lagostomus*, *Microcavia*, *Cavia* y *Ctenomys*, aunque en este último es más proximal. La epífisis distal de *Neoreomys* es subcuadrangular en vista distal, al igual que la de *Schistomys* y *Perimys*. En *Eocardia* la epífisis distal está expandida en sentido anteroposterior, a diferencia de *Steiromys*, en el cual la epífisis está más expandida en sentido lateromedial. El surco patelar es angosto en *Eocardia* y *Schistomys*, algo más ancho en *Perimys* y muy ancho en *Neoreomys* y *Steiromys*. El desarrollo de los cóndilos y epicóndilos es aproximadamente similar en todos los géneros.

TIBIA

Typotheria

Interatherium y *Hegetotherium* presentan las tibias más robustas (Figura 4.13). *Protypotherium* posee una tibia más esbelta que la de *Interatherium*, y *Pachyrukhos* exhibe la más grácil de los cuatro.

La epífisis proximal en *Interatherium* y *Hegetotherium* es más amplia en relación al resto del hueso que en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. La tuberosidad tibial está más proyectada anteriormente en *Protypotherium* y los dos Hegetotheriidae que en *Interatherium*. En este último y en *Hegetotherium*, esta tuberosidad es más ancha que en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. Entre los géneros no existen marcadas diferencias de tamaño entre los cóndilos tibiales medial y lateral, así como tampoco entre los tubérculos intercondilares medial y lateral. En los dos Interatheriidae el cuerpo de la tibia es relativamente curvo, con su cara medial levemente convexa, y presenta una



Figura 4.13. Tibias derechas de Typotheria en vista proximal, anterior y distal. **A.** *Protypotherium* YPMPU 15341 (invertida); **B.** *Interatherium* MPM-PV 3694; **C.** *Hegetotherium* MPM-PV 4172; **D.** *Pachyrukhos* YPMPU 15743 (izquierda y derecha combinadas). Escala: 10 mm.

curvatura levemente sigmoidea hacia su tercio distal. En los dos Hegetotheriidae la cara medial es menos convexa, casi plana. En los dos Interatheriidae la cresta tibial se extiende desde la tuberosidad tibial hasta casi la mitad de la diáfisis, mientras que en los dos Hegetotheriidae esta cresta ocupa solo el primer tercio del hueso. La fosa lateral es igualmente profunda y extendida en los cuatro géneros.

La epífisis distal, así como la proximal, es más robusta en *Interatherium* y *Hegetotherium* que en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. La carilla astragalar es cuadrangular en los dos Interatheriidae y *Pachyrukhos*, mientras que presenta una forma trapezoidal en *Hegetotherium*, con la base mayor coincidente con el contacto tibio-fibular distal. El maléolo medial está extendido distalmente y es el punto más distal de la tibia. En los dos Interatheriidae, este maléolo se curva lateralmente, mientras que en los Hegetotheriidae se expande medialmente. La curvatura lateral del maléolo medial es leve en *Protypotherium* y muy evidente en *Interatherium*. Este maléolo es muy robusto en *Interatherium* y *Hegetotherium*, medianamente desarrollado en *Protypotherium* y muy grácil en *Pachyrukhos*. El surco maleolar es más amplio en *Interatherium* y *Hegetotherium* que en *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. El grado de fusión con la fíbula varía entre los géneros. *Interatherium* presenta fusión proximal y el mayor grado de libertad distal entre los dos huesos. En *Protypotherium* no hay fusión proximal y se observa un grado de fusión distal variable entre los especímenes, con un contacto siempre mayor que el observado en *Interatherium*. En los dos Hegetotheriidae hay fusión proximal y distal de los dos huesos. *Pachyrukhos* es el caso más extremo, con fusión distal en más de un tercio de la longitud total.

Rodentia

La tibia de *Steiromys* es la más robusta de la muestra (Figura 4.14). La de *Neoreomys* también es muy robusta, aunque en menor grado que la de *Steiromys*. *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* presentan tibias más gráciles, con una configuración intermedia entre la de *Pediolagus* y *Dasyprocta*.

La epífisis proximal de *Steiromys* es la de mayor tamaño relativo, seguida por la de *Neoreomys*. En ambos géneros la carilla articular proximal es relativamente amplia (i. e. lateromedialmente extendida respecto del diámetro anteroposterior). En asociación con este carácter, los cóndilos tibiales lateral y medial son muy anchos

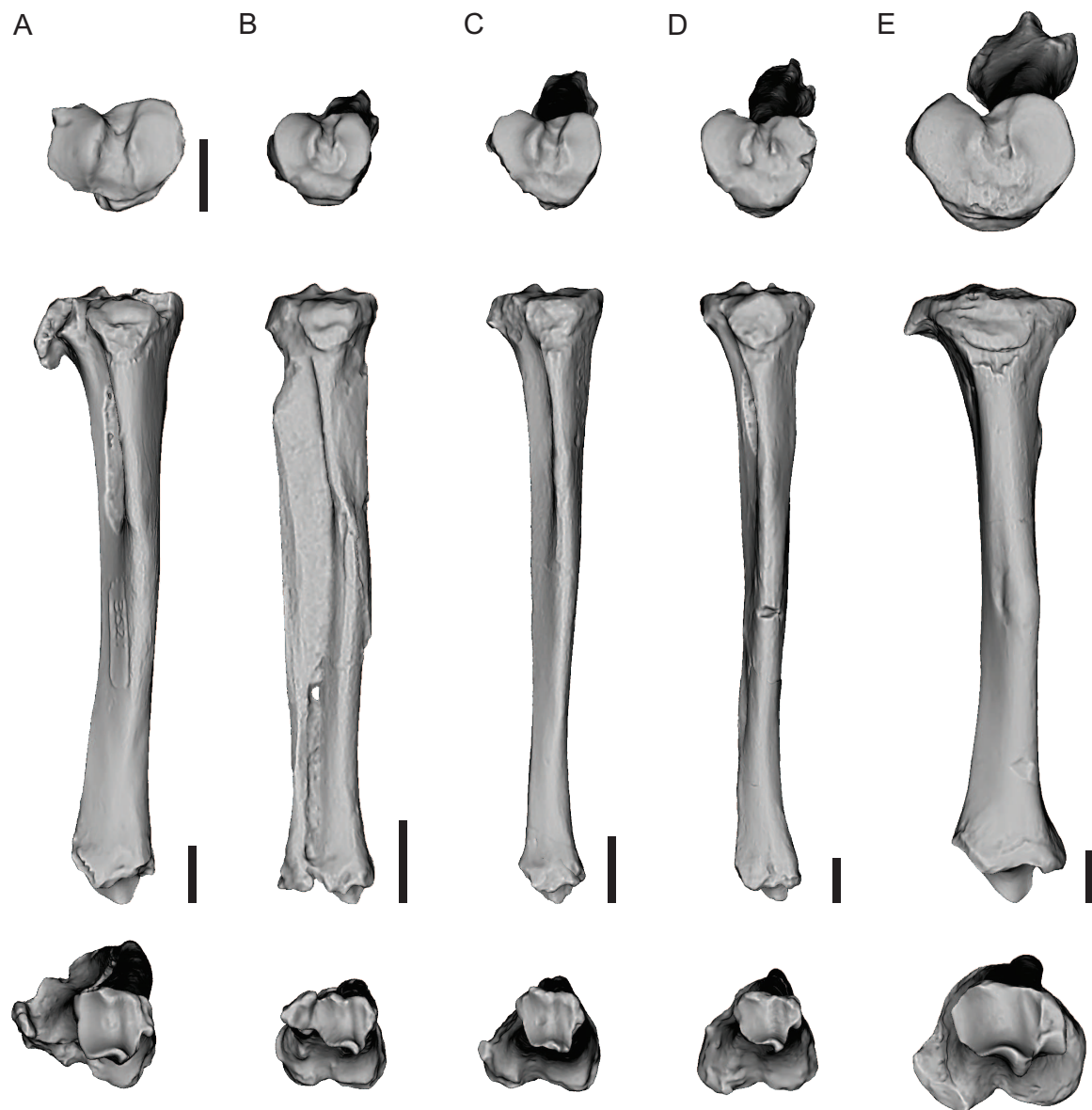


Figura 4.14. Tibias derechas de Rodentia en vista proximal, anterior y distal. **A.** *Neoreomys* MPM-PV 3521 (proximal) y MPM-PV 3521 (anterior y distal); **B.** *Eocardia* YPMPU 15211; **C.** *Schistomys* YPMPU 15648 (izquierda y derecha combinadas); **D.** *Perimys* MPM-PV 17443 (izquierda y derecha combinadas); **E.** *Steiromys* MACN A 10055 - 10078 (invertida). Escala: 10 mm.

(extendidos lateromedialmente), con el cóndilo medial levemente más angosto. En *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys*, la carilla articular proximal es relativamente más larga anteroposteriormente y posee cóndilos más angostos, similares a los de *Dasyprocta* y *Pediolagus*. En *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys*, la diferencia en el ancho relativo entre los cóndilos (cóndilo medial más angosto) es mayor a la observada en *Neoreomys* y *Steiromys*. La tuberosidad tibial es corta y ancha en *Steiromys*, como en *Coendou*. En *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys*, esta tuberosidad es más angosta. En *Neoreomys* está menos extendida y en *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* está más extendida anteriormente, de manera similar a la observada en la mayoría de los Caviioidea. La cresta tibial sobrepasa escasamente la mitad de la diáfisis en *Steiromys*, además de ser el único caso en que la cresta no forma un borde filoso, como en todos los Caviioidea y *Perimys*, sino una protuberancia ancha. En *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys*, la fosa lateral es más profunda que en *Perimys* y en *Steiromys* no está diferenciada. La epífisis distal en *Steiromys* es mucho más grande en relación al resto de la tibia que en los demás roedores extintos analizados. En *Neoreomys* esta epífisis tiene un mayor tamaño que en *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys*. La carilla articular astragalar es más ancha en *Steiromys* que en *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys*, una diferencia visible entre los Caviioidea y Erethizontidae actuales. Como en todos los caviomorfos, en los géneros estudiados se observa un gran desarrollo del proceso posterior de la tibia. El surco maleolar (ubicado posteriormente respecto al maléolo medial) para el tendón del *flexor digitorum tibialis* y el *tibialis caudalis* en *Steiromys* es casi del mismo tamaño que el surco para el *flexor digitorum fibularis* (ubicado en la cara posterior del proceso posterior de la tibia). El surco maleolar es más angosto en *Neoreomys* y *Perimys*, mientras que es incipiente en *Eocardia* y *Schistomys*.

4.2. Morfología funcional

4.2.1. Función

A continuación se realiza una interpretación funcional de los elementos óseos descritos en la sección 4.1.

ESCÁPULA

Algunas de las interpretaciones funcionales acerca de la escápula están basadas en el tamaño y la orientación del acromion y metacromion (Seckel y Janis, 2008; Morgan, 2009). Para el caso de los taxones estudiados en esta tesis (y en la mayoría de los estudios de restos fósiles) la preservación de estas estructuras es insuficiente como para hacer algún tipo de inferencia. Por consiguiente, se utilizaron las características mejor preservadas, como la robustez y la relación alto/ancho de la lámina, entre otras. *Steiromys* posee la escápula más robusta de todas las analizadas, indicando un gran desarrollo toda la musculatura asociada.

Una de las mayores diferencias entre la cintura escapular y la cintura pélvica es que la primera no está fijada al esqueleto axial. La escápula se encuentra embebida en la musculatura axial y es desplazada junto con el miembro en cada paso. En consecuencia, el recorrido del miembro se encuentra muy influenciado por la rotación de la escápula, que pivota sobre su borde vertebral y representa el elemento más proximal del arco de movimiento (ver Fischer *et al.*, 2002). Por esta razón, la **relación alto/ancho** de la escápula provee información sobre la importancia de este hueso en la longitud total del miembro y en la zancada. Una lámina alta próximo distalmente proporciona un alargamiento del miembro y consecuentemente un alargamiento de la zancada. A su vez, esta relación también está vinculada con el área de inserción y origen de la musculatura asociada a las zonas periféricas de la escápula. Una escápula baja proximodistalmente y ancha anteroposteriormente posee un borde vertebral más largo que una escápula alta. Un alargamiento de este borde podría incrementar la ventaja mecánica de la musculatura que estabiliza y resiste la rotación de la escápula como el *serratus anterior* y el *rhomboideus* (Sargis, 2002a). En los dos Hegetotheriidae, *Protypotherium* y *Eocardia* la lámina es más alta con respecto a su ancho que en

los demás taxones analizados. *Interatherium* tiene la lámina proporcionalmente más ancha que los demás géneros. Esta diferencia en las proporciones indicaría una mayor zancada en los dos Hegetotheriidae, *Protypotherium* y *Eocardia* que en *Interatherium*. En este último, la escápula estaría más preparada para la resistencia a múltiples esfuerzos relacionados con variadas posturas.

La **fosa supraespinosa** brinda el área de origen más importante del *supraspinatus*, extensor de la articulación del hombro. Este músculo permite el avance del miembro, la elevación del brazo y la resistencia a la dislocación del húmero. Entre los géneros estudiados en esta tesis, *Interatherium* y *Perimys* tienen la fosa supraespinosa de mayor tamaño con respecto a la infraespinosa. Además *Interatherium* tiene una expansión anterior de la fosa supraespinosa. El gran tamaño relativo de la fosa supraespinosa en estos dos géneros y especialmente en *Interatherium*, reflejaría el gran desarrollo del *supraspinatus*.

Una **escotadura mayor** ampliaría permitiría el mayor desarrollo del *infraspinatus* (Morgan, 2009) que, además de la función de retracción del brazo, actúa como un estabilizador del hombro, brindando una mayor resistencia a la dislocación bajo grandes esfuerzos. Entre los géneros analizados *Perimys* habría tenido la escotadura de mayor amplitud.

El **tubérculo supraglenoideo** representa una de las áreas de origen del *biceps brachii*, músculo involucrado en la supinación del antebrazo y la flexión del codo. Este tubérculo está muy desarrollado en *Interatherium* y *Steiromys*, lo que indica un *biceps brachii* muy desarrollado.

HÚMERO

La **posición de la cabeza humeral** con respecto al eje proximodistal del húmero es un carácter de difícil interpretación. Una cabeza con un mayor desplazamiento posterior podría indicar una mayor restricción para elevar el miembro por encima del cuerpo en el plano anteroposterior. Entre los taxones analizados, *Interatherium* y *Steiromys* tienen el menor desplazamiento posterior de la cabeza humeral, concordante con una mayor movilidad anterior del húmero.

La posición de las **tuberosidades** con respecto a la cabeza es un indicador de la libertad de movimiento en la articulación gleno-humeral (ver Argot, 2001; Candela y Picasso, 2008). Estas tuberosidades son muy bajas en *Interatherium*, *Perimys* y *Steiromys*, permitiendo una articulación muy amplia del húmero con la escápula. En *Protypotherium*, *Pachyrukhos* y *Eocardia*, esta articulación sería más restringida. *Hegetotherium* tiene la tuberosidad mayor más alta respecto a la cabeza humeral, lo que estaría relacionado con una articulación muy limitada.

El **surco bicipital**, por donde pasa el tendón del *biceps brachii*, está más definido en los dos *Interatheriidae* que en los dos *Hegetotheriidae*. La profundidad de este surco podría indicar el uso o la potencia del *biceps brachii* (Taylor, 1974). Se puede inferir un mayor uso de este músculo en *Protypotherium* e *Interatherium* que en *Hegetotherium* y *Pachyrukhos*. Dicho surco se encuentra bien definido en todos los caviomorfos estudiados, si siendo marcadamente más amplio en *Steiromys*, lo que indicaría un mayor desarrollo de este músculo en este género.

Una proyección distal de la **tuberosidad deltoidea** aumenta el brazo de palanca y la superficie de inserción del *deltoideus*. Este músculo está formado por dos (Evans y De Lahunta, 2013) o tres (McEvoy, 1982) paquetes dependiendo de la presencia de la clavícula. El *clavodeltoideus* (con su origen en la clavícula) participa en la aducción y rotación interna del húmero, el *acromiodeltoideus* en la extensión y abducción del húmero y el *spinodeltoideus* en la flexión y rotación externa del húmero (McEvoy, 1982). La tuberosidad deltoidea de *Protypotherium* e *Interatherium* está poco protruida y no se proyecta más allá de la mitad de la diáfisis. En los dos *Hegetotheriidae*, *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys*, esta tuberosidad ocupa cerca de dos tercios de la longitud del hueso, indicando una ventaja mecánica para la acción del *deltoideus*. En los casos en que se forma una cresta deltoidea, las inserciones del *deltoideus* y del *pectoralis major* se proyectan anteriormente. Esta cresta puede verse en *Perimys* y *Steiromys*. La protrusión de la cresta deltoidea aumenta el brazo de momento para la rotación externa del húmero por parte del *deltoideus* (principalmente *spinodeltoideus*; McEvoy 1982) y para la rotación interna por parte del *pectoralis mayor*. En *Steiromys* esta cresta es muy prominente en sentido anterior, como en los puerco espines actuales. En *Perimys* la cresta deltoidea, además de estar protruida anteriormente, está lateralizada

(dando como resultado una proyección anterolateral). Este contraste en la orientación de la cresta deltoidea puede interpretarse desde el punto de vista de la diferencia entre las ventajas mecánicas para la rotación externa e interna húmero. La protrusión anterior de esta cresta en *Steiomys* estaría asociada a una mayor ventaja mecánica para la rotación interna del húmero por parte del *pectoralis major* que a la acción del *spinodeltoideus*. En cambio, la protrusión anterolateral de esta cresta en *Perimys* estaría asociada a una mayor ventaja mecánica para la rotación externa del húmero por parte del *spinodeltoideus* que a la acción del *pectoralis major*.

La **cresta supracondilar** es el área de origen de los extensores de la mano y del *brachioradialis* (presente solo en Erethizontidae entre los Hystricognathi; Woods, 1972). El *brachioradialis* actuaría como un supinador del antebrazo, orientando el lado palmar de la pata delantera medialmente (McEvoy, 1982). En *Steiomys* esta cresta está muy desarrollada y habría tenido esta misma función (Candela y Picasso, 2008). La cresta supracondilar casi no tiene desarrollo en los demás taxones analizados.

El **entepicóndilo** es el área de origen de los flexores de la mano y el *pronator teres* (Woods, 1972; Evans y De Lahunta, 2013). La protrusión medial de este cóndilo da como resultado una ventaja mecánica para estos músculos involucrados en la flexión de la mano. Entre los tipoterios, *Protypotherium*, *Interatherium* y *Hegetotherium* tienen el mayor desarrollo de este epicóndilo. Este epicóndilo tiene un desarrollo extremo en *Steiomys* que estaría relacionado con una poderosa flexión de la mano. En *Neoreomys* y *Perimys* el entepicóndilo también está muy desarrollado, aunque en menor medida que en *Steiomys* y los tipoterios.

La **fosa olecraneana** es la región donde se aloja el proceso ancóneo de la ulna cuando el miembro está extendido. Una fosa somera indicaría una extensión incompleta del antebrazo, una estabilidad limitada y una relativa movilidad durante la extensión, así como una postura frecuentemente flexionada. Una fosa profunda alojaría el proceso ancóneo con mayor estabilidad y permitiría una mayor extensión del antebrazo (Argot, 2001; Candela y Picasso, 2008). La perforación de esta fosa permite un mayor arco de movimiento del antebrazo, pues hay más espacio para el proceso ancóneo cuando el antebrazo está completamente extendido (Taylor, 1974). Entre los taxones analizados aquí, los roedores *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys*

y *Perimys* y los dos Hegetotheriidae tienen la fosa olecraneana perforada por un foramen supratroclear. Todos ellos habrían tenido una gran y estabilizada extensión del antebrazo. Los dos Interatheriidae y *Steiromys* tienen la fosa poco profunda y no presentan un foramen supratroclear, por lo que no habrían tenido una extensión completa del codo, mostrando cierta movilidad lateral en esta articulación y una postura frecuentemente flexionada (ver Candela y Picasso, 2008).

La **superficie articular distal** puede dividirse en un capítulo y una tróclea. La morfología del capítulo se ha utilizado para inferir la capacidad de pronación/supinación del antebrazo (Szalay y Dagosto, 1980; Gebo y Sargis, 1994; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008). Una superficie articular con un capítulo sin reborde capitular permitiría la rotación del radio necesaria para la supinación del antebrazo. Un reborde capitular desarrollado sería efectivo para maximizar la correspondencia entre carillas articulares y brindar estabilidad en esta articulación (Candela, 2000). Los cuatro tipoterios y *Steiromys* tienen un capítulo que permitiría un amplio movimiento de la cabeza del radio y no dificultaría la pronación/supinación. *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* presentan un capítulo con un gran reborde capitular, optimizando el movimiento parasagital. Un labio medial de la tróclea poco protruido permitiría una gran libertad de movimiento lateromedial al nivel de la articulación del codo. Por el contrario, un labio medial de la tróclea muy expandido anterodisto-posteriormente ayudaría a resistir fuerzas mediolaterales al nivel del codo y restringiría el movimiento al plano parasagital (Schmitt, 2003). Esta protrusión del labio medial de la tróclea genera una tróclea profunda. Una tróclea profunda maximiza la estabilidad de la articulación del codo a causa de la mayor congruencia entre las superficies articulares del húmero y la ulna (Jenkins, 1973). Entre los tipoterios, los dos Hegetotheriidae presentan el labio medial de la tróclea muy protruido, al igual que todos los roedores estudiados (en menor medida *Eocardia*).

RADIO

La **cabeza radial** ha sido utilizada como indicador de la libertad de movimiento rotatorio (pronación-supinación) a nivel del codo (Szalay y Dagosto, 1980; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008). Cuando hay supinación, la cabeza radial rota sobre

el capítulo del húmero y su borde posteromedial se desplaza a través de la escotadura radial de la ulna. La supinación se ve favorecida si la curvatura de la cabeza radial es uniformemente convexa a través de la superficie articular ulnar (Argot, 2001; pero ver Toledo *et al.*, 2013). Entre los tipoterios hay un gradiente de convexidad posterior de la cabeza radial: *Interatherium* tiene la más convexa, *Protypotherium* presenta menos convexidad y *Hegetotherium* tiene un borde posterior menos convexo. Por lo tanto, *Interatherium* tendría una mayor capacidad de pronación-supinación y *Hegetotherium* tendría un antebrazo más rígido (una interpretación diferente de la efectuada a partir de la morfología del capítulo en el húmero). Entre los roedores, *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* tienen el borde posterior de la cabeza radial plano o sigmoidal en vista proximal, restringiendo mucho la capacidad de supinación. *Steiromys* tiene la cabeza más simple de la muestra, con un borde posterior uniformemente convexo, que indicaría una amplia libertad de movimiento a nivel de esta articulación.

La **tuberosidad bicipital** del radio, donde se inserta la cabeza radial del *biceps brachii* (McEvoy, 1982), es marcadamente más desarrollada en *Steiromys* que en los demás caviomorfos estudiados. En *Steiromys* este desarrollo indica una potente flexión y supinación del antebrazo (Candela y Picasso, 2008). Entre los tipoterios, la tuberosidad bicipital tiene un grado similar de desarrollo y posición proximodistal, indicando un gran desarrollo del *biceps brachii* en todos ellos.

La **carilla articular carpal** de *Perimys* es levemente más compleja que la de *Neoreomys*, por lo que tendría una articulación más restrictiva con el carpo. En el caso de los tipoterios, la carilla articular carpal muestra una superficie cóncava muy simple y diferente a la presente en la muestra de mamíferos actuales de comparación. Entre los tipoterios hay una diferencia entre *Interatherium* por un lado y *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* por el otro (el primero posee una carilla más angosta en sentido anteroposterior y los demás géneros tienen una carilla más amplia con una expansión media posterior). A pesar de esta diferencia, esta carilla no presentaría mayores restricciones y la articulación con el carpo habría sido muy móvil en todos los tipoterios estudiados.

ULNA

En *Steiromys* e *Interatherium* hay una marcada **convexidad proximoposterior de la diáfisis**. Las acciones combinadas de la musculatura flexora y extensora aumentarían el grado de convexidad del borde posterior del olécranon (Argot, 2001). Por lo tanto, puede interpretarse que en *Steiromys* e *Interatherium* existe una combinación de grandes esfuerzos producidos por estos dos grupos musculares.

El **olécranon** brinda el área de inserción para el *triceps brachii*, extensor del antebrazo. Un olécranon largo en relación al largo total de la ulna aumenta el brazo de palanca de este músculo extensor, favoreciendo la fuerza de salida. Un olécranon corto, en cambio, disminuye el brazo de entrada de este músculo, favoreciendo la velocidad de salida. La extensión del olécranon también aumentaría la ventaja mecánica del *anconeus* para estabilizar la articulación del codo (Toledo *et al.*, 2013). *Pachyrhinos* y *Protypotherium* tienen el olécranon relativamente más corto (más grácil en el primero) que *Interatherium* y *Hegetotherium*. Por lo tanto, la extensión del antebrazo sería más rápida en los primeros y más fuerte en los segundos. *Steiromys* tiene un olécranon muy robusto y corto, indicando un gran desarrollo del *triceps brachii* (Candela y Picasso, 2008). *Eocardia* tiene un olécranon relativamente corto y, por lo tanto, una extensión rápida del antebrazo. *Perimys* tiene un olécranon relativamente más largo y una mayor fuerza de extensión del antebrazo que los demás roedores.

La **carilla articular proximal**, conformada por la escotadura troclear y la escotadura radial, brinda información sobre la relación de la ulna con el húmero y el radio. Un proceso coronoides medial amplio en relación a la escotadura radial puede cumplir una mayor función de soporte del peso liberando al radio, una característica notable en los Erethizontidae en comparación con el resto de los Hystricognathi (Candela y Picasso, 2008). La extensión anterior del proceso coronoides también asegura la estabilidad de la articulación con el húmero en animales en los cuales la extensión del antebrazo no suele ser completa (Szalay y Sargis, 2001). Los dos Interatheriidae y *Steiromys* tienen la mayor extensión anterior y medial del proceso coronoides medial, lo cual permitiría la libre movilidad rotatoria del radio. Si la escotadura radial se apartara del eje de la ulna, aumentaría la libertad de movimiento de supinación (Taylor, 1974). *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* entre los roedores tienen una

escotadura radial muy poco cóncava y en línea con el eje proximodistal de la ulna. Esto se observa en los Caviioidea actuales, en los cuales el radio es anterior a la ulna y tiene una gran participación en el soporte del peso. *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Pachyrukhos* tienen la escotadura radial casi en línea con el eje proximodistal, pero el radio no es tan anterior a la ulna como en los roedores mencionados. Entre los tipoterios, *Pachyrukhos* tiene la escotadura radial más plana y ancha, indicando una articulación más rígida con el radio. *Steiromys* e *Interatherium* tienen la escotadura radial más lateralizada de los taxones analizados (con una mayor concavidad en *Steiromys*), lo que le daría más libertad de movimiento al radio.

Una característica visible en los tipoterios es una **cresta** sobre el lado anteromedial de la diáfisis, la cual podría ser el origen del *pronator quadratus*. Este músculo se inserta en el radio y mantiene la integridad del antebrazo cerca del carpo, cuando las fuerzas impuestas sobre esta parte móvil tienden a dislocarlo (Argot, 2001). Esta cresta está muy marcada en *Protypotherium* y en *Hegetotherium*, menos protruida y más extendida en *Pachyrukhos* e indistinguible en *Interatherium*. Esto podría indicar una mayor estabilidad de la zona anterior del antebrazo en *Protypotherium* y *Hegetotherium*.

El **proceso estiloides** es la estructura de la ulna que articula con el carpo. La forma y extensión de esta estructura es variada y de difícil interpretación funcional. Entre los taxones estudiados, los dos Hegetotheriidae y *Eocardia* tienen el proceso estiloides más ancho en sentido anteroposterior y, por lo tanto, un mayor contacto ulna-carpo que en los dos Interatheriidae y *Perimys*.

HUESO COXAL

Una **fosa glútea** ancha provee el área de origen para el *gluteus medius* y *gluteus profundus*, poderosos extensores del fémur (Taylor, 1976). Entre los tipoterios estudiados, los dos Hegetotheriidae y *Protypotherium* tienen una fosa glútea mucho más amplia que *Interatherium*, por lo que los primeros tendrían un mayor desarrollo del *gluteus medius* y *gluteus profundus* y una potente extensión de fémur. En Caviioidea el *gluteus medius* y el *gluteus profundus* se originan en dos fosas separadas: el primero se origina en la fosa glútea dorsal y el segundo en la fosa glútea ventral (García-Esponda y Candela, 2010). En *Eocardia*, la fosa glútea dorsal es profunda y amplia como la de

Pediolagus y, a su vez, más ancha que la de *Neoreomys*. La amplia fosa glútea dorsal en *Eocardia* indica un gran desarrollo del *gluteus medius*, en concordancia con una ventaja en la extensión del fémur (Candela *et al.*, 2012).

El **isquion** de *Interatherium* es marcadamente más robusto que el de los demás tipoterios estudiados. Esto podría implicar un mayor desarrollo de la musculatura encargada principalmente de rotar lateralmente el fémur (*obturator internus* y *quadratus femoris* y *gemelli*; García-Esponda y Candela, 2010), pero hay que considerar que en esta área también se origina el *semimembranosus* (extensor del fémur y flexor de la rodilla).

La **tuberosidad isquiática** representa el origen de algunos de los músculos más importantes en la extensión del fémur y flexión de la rodilla: *caudofemoralis*, *biceps femoris* y *semitendinosus*. El primero es un extensor del fémur y los dos últimos son extensores del fémur y flexores de la rodilla (García-Esponda y Candela, 2010). Entre los tipoterios, esta tuberosidad está más desarrollada en los dos Hegetotheriidae y *Protypotherium* que en *Interatherium*. Este desarrollo podría indicar una mayor propulsión de la pierna en los primeros. *Neoreomys* también tiene una tuberosidad isquiática robusta que indicaría una gran potencia en esta musculatura.

La **tuberosidad para el rectus femoris** es una de las áreas de origen de ese músculo (parte del grupo *quadriceps femoris*; García-Esponda y Candela, 2010), flexor del fémur y extensor de la rodilla. Esta tuberosidad está más desarrollada en los dos Interatheriidae que en los dos Hegetotheriidae. *Neoreomys* y *Eocardia* tienen una tuberosidad del *rectus femoris* mucho más robusta y protruida que *Steiromys* y los tipoterios. Por lo tanto *Neoreomys*, *Eocardia*, en menor medida *Steiromys* y los dos Interatheriidae, habrían tenido una fuerte flexión del fémur y extensión de la rodilla.

La **eminencia iliopúbica** es el área de origen del *pectineus* (aductor del fémur). Esta eminencia no se diferencia en ninguno de los tipoterios, mientras que, entre los roedores estudiados, está desarrollada en *Neoreomys* y *Steiromys*, lo cual indicaría un gran desarrollo de este músculo y una potente aducción del fémur.

FÉMUR

El gran tamaño relativo de la **cabeza femoral** indicaría una articulación muy móvil con el hueso coxal (Sargis, 2002b; Toledo *et al.*, 2015; pero ver Candela y Picasso, 2008 y sección 4.2.2). Entre los fósiles analizados en esta tesis, *Steiromys* tiene el mayor tamaño relativo de la cabeza femoral entre los roedores, siendo el de *Schistomys* el menor. Entre los tipoterios, *Interatherium* tiene la cabeza femoral relativamente más grande y *Pachyrukhos* la más pequeña.

El **trocánter mayor** representa el área de inserción del *gluteus medius* y *gluteus profundus* y del *vastus lateralis* (García-Esponda y Candela, 2010). Los animales con un trocánter mayor más extendido proximalmente con respecto al centro de rotación de la cabeza femoral producirían una extensión de la pierna más poderosa que la de aquellos que tienen un trocánter mayor más bajo (Taylor, 1976; Sargis, 2002b). Cuando la inserción del *gluteus medius* es al nivel del centro de rotación de la cabeza o más distal, este músculo tiende a actuar como un abductor (Taylor, 1976). Por otra parte, la proyección proximal de este trocánter restringe el rango de abducción y hace más eficientes los movimientos parasagittales (Sargis, 2002b). El trocánter mayor más proyectado sobre el nivel de la cabeza femoral está presente en *Schistomys*, *Eocardia* y *Neoreomys*, entre los roedores, y en *Protypotherium*, entre los tipoterios. Esta proyección proximal del trocánter mayor proporciona una ventaja mecánica para los músculos *gluteus medius* y *gluteus profundus* (García-Esponda y Candela, 2010) y restringiría el movimiento al plano parasagital. En *Interatherium*, los dos Hegetotheriidae y *Steiromys* el *gluteus medius* y el *gluteus profundus* funcionarían principalmente como abductores (Ver Candela y Picasso, 2008 para interpretación en *Steiromys*) y la baja altura de la tuberosidad mayor permitiría un amplio movimiento de este tipo.

El **trocánter menor** representa la inserción del *iliopsoas* (*iliacus* + *psoas major*; Evans y De Lahunta, 2013), flexor y rotador lateral del muslo. La ubicación de este trocánter tiene importancia funcional: una ubicación posterior beneficia la flexión y una ubicación medial beneficia la rotación (Taylor, 1976). El trocánter menor es grande y medial en todos los tipoterios estudiados por lo que se infiere una gran capacidad de rotación del fémur. Entre los roedores, este trocánter es más medial en *Steiromys* que en el resto de los géneros.

El **tercer trocánter** es el área de inserción del *gluteus superficialis*, un flexor del muslo. Una ubicación distal de este trocánter sugiere una ventaja mecánica para el *gluteus superficialis* (Salton y Sargis, 2009). Este trocánter tiene una ubicación proximal en los tipoterios y está muy poco diferenciado en *Interatherium*. El tercer trocánter proximal de los dos Hegetotheriidae y *Protypotherium* indicaría una articulación mejor preparada para movimientos veloces que para el desarrollo de grandes fuerzas. Entre los roedores, el tercer trocánter está ubicado en la mitad de la diáfisis de *Perimys* y más distal en *Neoreomys* y *Steiromys*. La ubicación más distal en estos últimos indica una mayor fuerza de flexión, pero una menor velocidad.

La **epífisis distal** del fémur provee información acerca de la articulación de la rodilla. La forma de esta epífisis en vista distal expresa el tipo de fuerzas a las que es sometida la articulación (Candela y Picasso, 2008). Una epífisis expandida anteroposteriormente aumenta el brazo de momento para la extensión de la tibia por parte de *quadriceps femoris* y suele estar en relación a un surco patelar profundo. En cambio, una epífisis expandida lateromedialmente aumenta la resistencia a fuerzas lateromediales y suele estar en relación con un surco patelar somero. *Interatherium* y *Steiromys* tienen la epífisis distal más expandida lateromedialmente que el resto de los tipoterios y roedores estudiados. Esta expansión indica una mayor resistencia a fuerzas lateromediales y poca ventaja mecánica para el *quadriceps femoris*. Entre los restantes géneros, *Eocardia* presenta la epífisis más expandida anteroposteriormente, lo que indica una ventaja mecánica para una rápida extensión de la tibia (Candela et al., 2012).

TIBIA

La epífisis proximal de la tibia y la **tuberosidad tibial** están íntimamente asociadas a la morfología de la epífisis distal del fémur, y las interpretaciones acerca de la relación entre la longitud anteroposterior y el ancho lateromedial son similares a las efectuadas para el caso del fémur. Una epífisis proximal de la tibia (área de inserción del ligamento patelar) extendida anteroposteriormente está, en general, ligada a una tuberosidad tibial extendida anteriormente. Esta configuración aumenta el brazo de momento para el *quadriceps femoris*, como también se señaló para una epífisis distal del fémur

extendida anteroposteriormente. La tuberosidad está más extendida anteriormente en *Protypotherium* y en los dos Hegetotheriidae, entre los tipoterios, y en *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* (y en menor medida *Neoreomys*), entre los roedores, con respecto a *Interatherium* y *Steiromys*. Por lo tanto, los primeros poseen una ventaja mecánica para la extensión de la tibia con respecto a *Interatherium* y *Steiromys*.

La **cresta tibial** es la región de inserción del *gracilis*, aductor del miembro y flexor de la rodilla, y del *semitendinosus*, extensor de la pierna y flexor de la rodilla (García-Esponda y Candela, 2016). La cresta tibial está más extendida distalmente en los dos Interatheriidae y *Steiromys* que en los dos Hegetotheriidae y el resto de los roedores. Esta extensión en *Protypotherium*, *Interatherium* y *Steiromys* aumentaría el brazo de palanca del *gracilis* y el *semitendinosus*, produciendo una poderosa aducción y extensión del miembro y flexión de la rodilla (Ver Candela y Picasso, 2008 para interpretación en *Steiromys*).

La **carilla astragalar** de la tibia es restrictiva lateromedialmente en todos los tipoterios, favoreciendo el movimiento parasagital de la articulación con el tarso. Entre los roedores, la articulación también está restringida al plano parasagital (ver Candela *et al.*, 2012). El único caso con un movimiento levemente menos restringido lateromedialmente se da en la ancha carilla de *Steiromys* (ver Candela y Picasso, 2008).

El **surco maleolar** guía los tendones del *flexor digitorum tibialis* y del *tibialis caudalis* (García-Esponda y Candela, 2010). El primero es flexor ventral del tobillo y de todos los dígitos del pie y el segundo es flexor ventral del tobillo (García-Esponda y Candela, 2010) y uno de los más importantes inversores del pie (McEvoy, 1982). El surco maleolar entre los tipoterios es más amplio en *Interatherium* y *Hegetotherium* que en *Protypotherium* y *Pachyrhinos*. Entre los roedores, este surco es muy amplio en *Steiromys*, medianamente desarrollado en *Neoreomys* y *Perimys* e incipiente en *Eocardia* y *Schistomys*. *Interatherium*, *Hegetotherium* y *Steiromys* habrían tenido una fuerte flexión del pie y probablemente una inversión del pie más importante que los demás géneros.

La fusión distal entre estos dos huesos estabiliza los movimientos de flexión-extensión y limita la rotación en el tobillo (Salton y Sargis, 2009) además de brindar mayor resistencia a las fuerzas aplicadas sobre esta articulación. Entre

los tipoterios, la **fusión distal** de la tibia y la fíbula de algunos de los géneros podría tener una importancia funcional. *Interatherium* es el único género en el que no se registra fusión distal con la fíbula en ningún ejemplar. *Protypotherium* tiene una mayor extensión del área de contacto en el borde interóseo de estos dos huesos que *Interatherium* y a veces presenta fusión. Esta fusión es notable en los dos Hegetotheriidae, especialmente en *Pachyrhinos*, en el cual abarca más de un tercio de la longitud total de la tibia.

4.2.2. Facultad

A continuación se relaciona la interpretación funcional realizada a partir de los elementos óseos con la utilización de esa función en el contexto de vida de los organismos.

ESCÁPULA

Una escápula alta proximodistalmente y angosta anteroposteriormente está presente en especies más caminadoras o corredoras y una forma corta proximodistalmente y ancha anteroposteriormente está presente en especies trepadoras (Taylor, 1974; Argot, 2001; Sargis, 2002a). No obstante, esta asociación parece demasiado simplificada, ya que la mayoría de los estudios que la evalúan se centraron en la diferencia terrestres Vs. arborícolas (preferencia de sustrato) y sin contemplar la existencia de otros hábitos o usos de sustrato (e. g. cavadores con láminas anchas y cortas; Morgan, 2009).

Un borde vertebral relativamente más largo fue reportado tanto en cavadores (Morgan, 2009) como en trepadores (Taylor, 1974). Sargis (2002a) postula que la estabilización y resistencia a la rotación en la escápula, dada por el aumento del borde vertebral, podría significar una adaptación para trepar; sin embargo, también señala que este rasgo no está perfectamente correlacionado con la preferencia de sustrato. La lámina alta y angosta presente en los dos Hegetotheriidae, *Protypotherium* y *Eocardia* es similar a la de la escápula presente en corredores actuales (e. g. *Lycalopex*, *Lepus* y *Dolichotis*). Esta configuración del miembro y el aumento asociado en la zancada es óptima para correr a grandes velocidades. La lámina proporcionalmente más ancha

de *Interatherium* y su particular resistencia a fuerzas rotacionales (Sargis, 2002a), sería adecuada tanto para trepar como para cavar.

La escápula robusta de *Steiromys* es concordante con el gran desarrollo de la musculatura que se propone para la mayoría de los restantes huesos de este género y la fuerza necesaria para los hábitos trepadores propuestos por Candela y Picasso (2008).

Con respecto al tamaño relativo de la **fosa supraespinosa** y la consiguiente importancia del *supraspinatus*, Sargis (2002a) planteó que sus funciones son más demandantes en mamíferos arborícolas, ya que levantan el brazo sobre sus cabezas más frecuentemente que los mamíferos terrestres. Así, Sargis (2002a) explicó la expansión anterior de la fosa supraespinosa en el Tupaiinae (Scandentia) más arborícola. Por lo tanto, el gran desarrollo del *supraspinatus* inferido en *Interatherium* y *Perimys* (que sería mayor en *Interatherium*) podría tener relación con una capacidad trepadora. Esta interpretación es compatible con otras realizadas para *Interatherium*, pero no es satisfactoria al ser comparada con las demás características de *Perimys*. Sin embargo, la diferencia en tamaño entre las fosas supra e infraespinosas es difícil de interpretar por la variada demanda de los grupos musculares asociados a una gran diversidad de movimientos (Argot, 2001). En un estudio de primates, Larson (2015) atribuyó las diferencias entre los tamaños relativos del *supraspinatus* e *infraspinatus* a los cambios angulares de la escápula y su posición con respecto al tórax, más que a diferencias locomotoras. Morgan (2009) planteó que un mayor desarrollo del *infraspinatus*, dado por el espacio que aporta la gran escotadura mayor, representaría una ventaja en los cavadores como *Ctenomys*.

La amplia **escotadura mayor** presente en *Perimys*, y el correspondiente gran desarrollo del *infraspinatus* inferido, sería ventajosa para cavar, una actividad que genera grandes esfuerzos en la articulación del hombro.

El gran desarrollo del **tubérculo supraglenoideo** y por lo tanto del *biceps brachii* en *Interatherium* y *Steiromys* podría estar relacionado con la necesidad de una fuerte musculatura que flexione el antebrazo y eleve el cuerpo al trepar.

HÚMERO

Taylor (1974) encontró que las especies de vivérridos (Carnivora) más cursoriales presentan **cabezas** más desplazadas posteriormente y relacionó este rasgo con el gran desarrollo de la tuberosidad mayor y un rápido balanceo del miembro hacia adelante. La posición de la cabeza humeral con respecto al eje proximodistal del húmero en roedores caviomorfos fue analizado por Candela y Picasso (2008). Las autoras no observaron una relación estricta con un tipo de locomoción, sin embargo, encontraron que los roedores terrestres presentan, en su mayoría, la cabeza más volcada que los roedores arborícolas. Las cabezas poco desplazadas posteriormente de *Interatherium* y *Steiromys*, y la mayor movilidad anterior asociada a ello, serían concordantes con la morfología necesaria para trepar, pero no excluyen otros hábitos.

Las **tuberosidades** bajas y la amplia movilidad de la articulación gleno-humeral han sido relacionada con la arborealidad (Argot, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008), pero también hay muchos mamíferos con tuberosidades bajas que no trepan, tales como *Myocastor* (ambulatorio -cavador, nadador), *Ctenomys* (cavador), *Galictis* (cavador ocasional), *Lagidium* (saltador). También hay mamíferos trepadores con tuberosidades más altas que la cabeza humeral (e. g. *Nandinia*). Las **tuberosidades** bajas, y por lo tanto la amplia libertad de movimiento, de *Interatherium*, *Perimys* y *Steiromys*, podrían en principio relacionarse con la actividad de trepar, aunque como se ha señalado, no sería una relación exclusiva. Por el contrario, las tuberosidades altas (sobre todo la mayor), y por lo tanto la restricción al movimiento parasagital, encontradas en *Protypotherium*, *Hegetotherium*, *Pachyrhoxos* y *Eocardia* son más compatibles con hábitos corredores.

Con respecto a las diferencias observadas en el **surco bicipital**, el mayor desarrollo del *biceps brachii* señalado para los Interatheriidae y *Steiromys* puede relacionarse con la habilidad para trepar, ya que es una de las actividades que recae más fuertemente en el uso de este músculo. Taylor (1974) observó este surco mejor delimitado en las especies trepadoras.

El aumento del brazo de palanca del *deltoideus*, dado por una **tuberosidad deltoidea** extendida distalmente, genera una potente flexión hombro que es ventajosa para diversas actividades, tales como correr, trepar, nadar y cavar. La extensión de esta tuberosidad observada en los dos Hegetotheriidae, *Neoreomys*, *Eocardia* y *Schistomys*

es similar a la presente en corredores como *Dasyprocta* y *Pediolagus* y a la de un cavador ocasional como *Cuniculus*. Analizar esta característica en el contexto de los demás huesos podría ayudar a discernir entre estas actividades. En *Perimys* la cresta deltoidea es idéntica a la encontrada en los cavadores *Ctenomys* y *Lagostomus*, así como en *Myocastor*, que además de cavar, nada frecuentemente. La ventaja en la rotación externa del húmero inferida para *Perimys*, a partir de la lateralización de la cresta deltoidea, podría relacionarse con un movimiento lateral del antebrazo para alejar el sedimento extraído al cavar. En cambio, la ventaja en la rotación interna del húmero inferida para *Steiomys* asistiría a la aducción del antebrazo para afirmar el miembro al sustrato al trepar. Esta interpretación para *Steiomys* es compatible con la realizada por Candela y Picasso (2008), basada en McEvoy (1982).

McEvoy (1982) propuso que el *brachioradialis* (con su origen en la **cresta supracondilar**), al actuar como supinador del antebrazo, orientaría la planta de la pata delantera hacia la superficie del sustrato arbóreo y asistiría en la flexión del codo al trepar. Candela y Picasso (2008) infirieron una función y facultad similares en *Steiomys*.

La ventaja mecánica para la musculatura flexora de la mano dada por la protrusión medial del **entepicóndilo** es importante tanto para trepar (Taylor, 1974; McEvoy, 1982; Argot, 2001; Candela y Picasso, 2008) como para cavar (Taylor, 1974; Hildebrand, 1985a; Sargis, 2002a). El desarrollo extremo del entepicóndilo en *Steiomys*, junto con la poderosa flexión asociada, estaría relacionado con la necesidad de aprehensión necesaria al trepar (Candela y Picasso, 2008). Sin embargo, teniendo en cuenta el resto de la morfología, en *Neoreomys* y *Perimys* probablemente tendría más relación con la posibilidad de ser cavadores ocasionales (como en *Cuniculus*). El gran entepicóndilo y la gran potencia en la flexión de la mano podrían no tener el mismo significado entre los tres tipoterios (*Protypotherium*, *Interatherium* y *Hegetotherium*).

Una **fosa olecraneana** somera (indicadora de una pobre extensión del antebrazo) está generalmente asociada a formas arborícolas, mientras que una fosa profunda y perforada (característica de miembros anteriores con una gran extensión del antebrazo) está asociada a formas terrestres (Taylor, 1974; Argot, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008). Sin embargo, Sargis (2002a) relacionó una fosa perforada con un hábito cavador porque implicaría una extensión repetida y poderosa del antebrazo.

La gran extensión del antebrazo de *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* (entre los roedores) y los dos Hegetotheriidae (entre los tipoterios) interpretada a partir de su fosa olecraneana perforada podría entonces estar relacionada con un hábito corredor, así como con la capacidad de cavar. Los dos Interatheriidae (entre los tipoterios) y *Steiromys* (entre los roedores), todos con un miembro anterior semiflexionado, habrían tenido una postura más parecida a la de un mamífero ambulatorio o trepador.

Teniendo en cuenta la morfología del **capítulo** (en la superficie articular distal), se infirió una buena capacidad de pronación/supinación en los cuatro tipoterios y en *Steiromys*. La preponderancia de los movimientos parasagiales dados por el gran reborde capitular de *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* podría estar relacionada con un hábito corredor o cavador. La pronación y supinación cumple el rol biológico de posicionar la mano en diferentes orientaciones al trepar (Toledo *et al.*, 2013). En este sentido, cabe destacar el hecho de que la habilidad para pronar/supinar el antebrazo ha sido encontrada en mamíferos trepadores (Argot, 2001; Sargis, 2002a; Candela y Picasso, 2008). Sin embargo, la significancia de la morfología del capítulo (y también de la cabeza radial) con respecto a la habilidad de pronación/supinación no es claro (Toledo *et al.*, 2013).

A partir de la protrusión del **labio medial de la tróclea** se infirió una mayor estabilidad del codo. Esta estabilidad puede resultar beneficiosa en más de un contexto. En *Steiromys* podría mantener la integridad de la articulación al pronar/supinar el antebrazo; en los demás roedores, que poseen también la “segunda tróclea” (ver sección 4.1), podría contribuir a la restricción del movimiento del antebrazo al plano sagital, como ocurre en los mamíferos corredores actuales.

RADIO

En las especies trepadoras, la **carilla articular proximal** es relativamente simple y levemente cóncava ya que articula con un capítulo relativamente simple (Taylor, 1974). La mayor capacidad de rotación planteada para *Steiromys*, *Interatherium* y *Protypotherium* podría haber sido ventajosa para trepar (ver inferencias para el húmero distal). La menor rotación inferida para *Hegetotherium*, *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys*, habría sido más compatible con un hábito corredor o cavador.

La potente flexión y supinación del antebrazo inferida para *Steiromys* a partir de

la gran **tuberosidad bicipital** sería óptima para trepar, tal como sugirieron Candela y Picasso (2008). No es sencilla la interpretación de este rasgo para los tipoterios, ya que la posición y el tamaño son comunes a todos ellos (no relevada en *Pachyrukhos*). Por lo tanto, por sí sola, la tuberosidad bicipital no se puede asociar a una actividad en particular, ya que es similar a la encontrada en trepadores como *Coendou*, cavadores como *Meles* y *Ctenomys* y en el nadador *Lontra*.

La articulación rígida del radio con el carpo en *Perimys* (y en menor medida en *Neoreomys*) inferida a partir de la compleja **carilla articular carpal**, podría tener relación con la actividad de cavar. Una articulación rígida podría haber permitido una transmisión de fuerzas a lo largo del brazo para empujar el sedimento, ofreciendo protección contra una posible dislocación. La articulación carpal móvil presente en todos los tipoterios estudiados no puede asociarse a un uso de sustrato en particular.

ULNA

La **convexidad proximoposterior de la diáfisis** de la ulna es explicada en base a la combinación de la musculatura flexora y extensora actuando juntas al trepar, y está asociada a especies arborícolas (Argot 2001). Esta curvatura en la diáfisis puede observarse en mamíferos trepadores como *Coendou*, *Arctictis*, *Cryptoprocta* y *Potos*, presentándose en *Steiromys* e *Interatherium*, lo que podría indicar hábitos trepadores en estos dos últimos géneros.

Vizcaino *et al.* (1999) utilizaron el largo relativo del **olécranon** para caracterizar a los armadillos vivientes en relación a sus capacidades cavadoras. Ellos encontraron una correlación entre el desarrollo relativo del proceso olecraneano y la tendencia a la fosorialidad, interpretándolo como un aumento en la ventaja mecánica del *triceps brachii*. Sin embargo, un olécranon relativamente largo, y por consiguiente una gran fuerza de extensión del antebrazo, no está únicamente ligado al acto de cavar. Existen varios usos de sustrato para los cuales es ventajoso tener una potente extensión del antebrazo, que incluyen tanto cavar, como nadar y trepar (Vizcaino *et al.*, 1999; Elissamburu y Vizcano, 2004; Toledo *et al.*, 2013). Taylor (1974) señaló que el *triceps brachii* podría contrarrestar el peso del cuerpo al descender cabeza abajo en sustratos arbóreos. Sin embargo, Sargis (2002a) observó un olécranon más corto en las formas arborícolas que en las terrestres, indicando que el olécranon más largo estaría más

relacionado con hábitos cavadores (ver Hildebrand, 1985a). Argot (2001) y Sargis (2002a) propusieron que el olécranon corto en las especies arborícolas probablemente se relacionaría con el hecho de que estos taxones generalmente no requieren extensores poderosos por presentar una posición semiflexionada para la locomoción. Entre los tipoterios analizados, *Pachyrhinos* y *Protypotherium* tienen el olécranon relativamente más corto, lo cual favorecería movimientos rápidos como aquellos necesarios para correr. *Interatherium* y *Hegetotherium* tienen un olécranon muy robusto y relativamente largo, lo cual priorizaría la fuerza sobre la velocidad, necesario al cavar, trepar y nadar. Entre los roedores, *Eocardia* tiene un olécranon relativamente corto similar al encontrado en formas corredoras. El gran desarrollo del *triceps brachii* en *Steiomys*, indicado por el olécranon robusto (aunque corto), es interpretado por Candela y Picasso (2008) como una ventaja para extender la pata delantera y alcanzar nuevos soportes, facilitando cambios direccionales asociados con la locomoción arbórea (ver Argot, 2001). *Perimys* tiene un olécranon levemente más largo en relación al largo total de la ulna que los demás roedores estudiados, proveyendo la mayor ventaja mecánica del *triceps brachii* que, como se explicó, podría asociarse a hábitos trepadores, cavadores o nadadores. Es difícil interpretar el largo relativo del olécranon por sí solo y debe ser considerado en el contexto de las demás características postcraneales.

Sargis (2002a) no encontró ninguna relación entre preferencia de sustrato y la forma de la **escotadura troclear** en tupaidos. Argot (2001) encontró una relación entre una escotadura suave y abierta (que proveería mayor movilidad) y los marsupiales arborícolas, mientras que una escotadura profunda (más estable) está presente en los más terrestres. La conformación general de la escotadura troclear parecería ser un indicador del grado de estabilidad de la articulación del codo, pero no podría ser inequívocamente asociada a un uso de sustrato en particular (Szalay y Sargis, 2001). Esta relación entre la apertura de la escotadura troclear y el hábito locomotor no se cumplen entre los roedores y carnívoros usados como muestra de comparación en esta tesis. En esta muestra, los grandes corredores tienen la escotadura troclear abierta, con un proceso coronoides medial reducido (mejor observado en roedores) y el radio ocupando el lugar de soporte del peso.

El gran **proceso coronoides** de los dos *Interatheriidae* y *Steiomys* y la movilidad radial implicada podría ser de importancia para trepar, aunque en el caso de

Protypotherium los demás caracteres analizados apuntarían hacia otro tipo de hábito locomotor.

Una **escotadura radial** profunda está en relación con un antebrazo rígido como el encontrado en animales corredores, mientras que una escotadura radial más abierta permitiría un mayor movimiento rotacional y sería más adecuada para animales trepadores (Taylor, 1974). La escotadura radial casi plana y su posición anterior en las ulnas de *Neoreomys*, *Eocardia*, *Schistomys* y *Perimys* determinan al radio como principal soporte del peso en el antebrazo, que sumado al limitado movimiento de pronación/supinación, son rasgos característicos de formas corredoras o por lo menos sin hábitos trepadores. Esta misma interpretación podría hacerse para *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Pachyrukhos*. Sin embargo, *Protypotherium* tendría una mayor capacidad de pronación/supinación y *Pachyrukhos* tendría una articulación muy rígida del antebrazo, similar a la de corredores y saltadores. La escotadura radial lateralizada y cóncava presente en *Steiromys* e *Interatherium* y la mayor libertad de movimiento que eso conlleva, son esperables en especies con hábitos trepadores, pero no exclusivos.

Woods (1972) encontró una gran variabilidad en el desarrollo del *pronator quadratus* entre los géneros de Hystricognathi y no es claro si existe una relación con algún hábito. Taylor (1974) observó un mayor desarrollo de este músculo (y la **cresta** ósea asociada) en las especies trepadoras, que usan la mano en posición semipronada sobre ramas angostas. En este contexto, la presencia de un *pronator quadratus* muy desarrollado en *Protypotherium* y *Hegetotherium* y, tal vez, *Pachyrukhos*, es difícil de interpretar.

Con respecto al **proceso estiloides** de la ulna, Szalay y Sargis (2001) propusieron una relación de movilidad Vs. estabilidad entre las diferentes formas de este rasgo: un proceso ancho con un gran contacto en la articulación ulno-cuneiforme estaría relacionada con un modo de vida arborícola, mientras que un proceso angosto con una articulación ulno-cuneiforme puntual lo estaría con un modo de vida más terrestre. Siguiendo a Szalay y Sargis (2001), el proceso estiloides más angosto y puntual de los dos Interatheriidae y *Perimys* implicaría una articulación más estable y relacionada con la terrestrialidad que en los dos Hegetotheriidae y *Eocardia*.

HUESO COXAL

Una **fosa glútea** amplia, con un gran desarrollo del *gluteus medius*, está presente en especies cursoriales y fosoriales (Taylor, 1976). Sargis (2002b) también notó esta característica en los tupainos, en quienes podría indicar una poderosa extensión en la propulsión al correr. Entre los tipoterios, el mayor desarrollo de esta fosa y del *gluteus medius* y *profundus* en los dos Hegetotheriidae y *Protypotherium*, con respecto a *Interatherium*, proporcionarían una mayor potencia para la extensión del fémur, adecuada para correr. La ventaja en la extensión del fémur presente en *Eocardia* también es interpretada como una característica concordante con hábitos corredores (ver Candela *et al.*, 2012).

La gran capacidad de rotación lateral del fémur inferida para *Interatherium* a partir de la **robustez del isquion** podría ser relacionada con hábitos trepadores. Este tipo de movimiento podría ser utilizado para posicionar la pierna en sustratos irregulares o discontinuos, como roquedales o ramas de árboles. No obstante, este es un carácter muy variable entre los integrantes de la muestra actual de comparación y no se puede asociar directamente con un uso de sustrato.

En los Viverridae corredores la **tuberosidad isquiática** muy desarrollada y provee el área de origen para largos músculos retractores propulsivos (Taylor, 1976). La mayor propulsión de la pierna interpretada para los dos Hegetotheriidae, *Protypotherium* y *Neoreomys* representaría una ventaja en el contexto de un hábito corredor.

El gran desarrollo de la **tuberosidad para el rectus femoris** es esperable en especies con una rápida y poderosa extensión de la rodilla como los corredores y saltadores (Szalay y Sargis, 2001). La presencia de esta característica en *Neoreomys*, *Eocardia* y en menor medida los dos Interatheriidae podría vincularse al hábito corredor. En el caso de *Interatherium* y *Steiromys* existen incongruencias entre esta interpretación y las inferencias realizadas a partir de sus demás características.

La **eminencia iliopúbica** (área de origen del *pectineus*) no es un carácter muy estudiado en los análisis de morfología funcional. Taylor (1976) señaló que el *pectineus* (además del *aductor femoris*) tiene un mayor desarrollo en *Nandinia* (trepador) que en los demás géneros de Viverridae que fueron analizados en su trabajo. La fuerte aducción de la pierna inferida en *Neoreomys* y *Steiromys* a partir del desarrollo de la eminencia iliopúbica sería compatible con un hábito trepador, en el cual es necesaria

la aducción del miembro para sostenerse contra el sustrato (aunque en el caso de *Neoreomys* esto no es concordante con los demás caracteres analizados).

FÉMUR

Sargis (2002b) indicó que un aumento en el **tamaño relativo de la cabeza femoral** podría estar relacionado con un incremento en la movilidad requerida al nivel de la articulación fémur-hueso coxal para la aducción del muslo en soportes arbóreos. Candela y Picasso (2008) propusieron, como alternativa no excluyente, que el gran tamaño de la cabeza femoral reflejaría la fuerza a la que esta articulación estaría sujeta al trepar, soportando el peso en la fase propulsiva. Estas autoras señalaron también que la cabeza femoral de los puercoespines (trepadores) tiene un mayor tamaño relativo con respecto a la del resto del hueso que los demás Hystricognathi que analizaron. Por su parte, Gebo y Sargis (1994) hicieron una observación similar en Cercopitecos (Primates). Sin embargo, el tamaño relativo de la cabeza parece estar más ligado a la robustez general del fémur que a algún tipo de preferencia o uso de sustrato. A continuación se brindan algunos ejemplos entre los roedores utilizados en esta tesis como material de comparación. Entre los Octodontoidea, la cabeza femoral de *Myocastor* (ambulatorio -nadador y cavador-) y *Ctenomys* (cavador) es relativamente mayor que la de *Dactylomys* (trepador), siendo el fémur de los dos primeros más robusto que el segundo; entre los Sciuridae (Rodentia, Sciuromorpha), *Cynomys* (cavador) tiene un fémur muy robusto y una cabeza femoral relativamente mayor que la de *Sciurus* (trepador), que tiene un fémur más esbelto. Entre los carnívoros, *Lontra* (nadador) tiene el fémur más robusto y la cabeza relativamente más grande de la muestra; *Meles* (cavador) y *Gulo* (ambulatorio) tienen un fémur menos robusto y una cabeza relativamente más chica; *Nandinia* (trepador) y *Lycalopex* (cursorial) tienen el fémur esbelto y una cabeza femoral relativamente chica. Teniendo en cuenta estas observaciones, se propone una interpretación más cercana a la de Candela y Picasso (2008) que a la de Sargis (2002b), pero sin una restricción a locomoción arbórea: un gran tamaño relativo de la cabeza femoral indicaría la presencia de una musculatura asociada muy desarrollada y la exposición a grandes esfuerzos por parte de la articulación fémur-hueso coxal. En este contexto, la gran cabeza femoral de *Steiromys* e *Interatherium* (y en menor medida en *Neoreomys*) estaría relacionada con el

gran desarrollo de la musculatura y los grandes esfuerzos asociados a esta articulación evidenciados por la robustez de los huesos. El pequeño tamaño relativo de la cabeza femoral en *Pachyrukhos* y *Schistomys* estaría ligado a su vez a la gracilidad de estos huesos.

La ventaja mecánica del *gluteus medius* y *profundus* indicada por la extensión del **trocánter mayor** en *Schistomys*, *Eocardia* y *Neoreomys*, entre los roedores, y en *Protypotherium*, entre los tipoterios, podría interpretarse como una ventaja en mamíferos corredores. Sin embargo, a pesar de las inferencias biomecánicas que se pudieron realizar, cuando se observó el trocánter mayor en la muestra viviente de comparación no se encontró una clara correlación entre la morfología del trocánter mayor y el uso de sustrato. No habría una relación estricta entre la extensión proximal de este trocánter y las estrategias locomotoras (Candela y Picasso, 2008). En relación a esto, se pudo observar que el trocánter mayor de *Capromys* y *Dactylomys* (ambos roedores trepadores) sobrepasa el nivel de la cabeza, una característica esperable en un corredor. Entre los carnívoros, las diferencias en la altura del trocánter mayor son menores y tampoco se observó una relación con el uso de sustrato: en *Lycalopex* (corredor) y *Nandinia* (trepador), el trocánter se proyecta levemente sobre cabeza; en *Ailurus* (trepador), *Cryptoprocta* (trepador), *Potos* (trepador) y *Procyon* (ambulatorio) está aproximadamente al nivel de la cabeza femoral; en *Crocuta* (corredor), *Ichneumia* (corredor), *Leopardus* (ambulatorio), *Arctictis* (trepador), *Gulo* (ambulatorio) y *Lontra* (nadador) es más bajo que la cabeza femoral. Por lo tanto, las diferencias que se observan en los tipoterios y roedores estudiados ayudan a conocer la mecánica del miembro, pero no para hacer inferencias acerca del uso de sustrato.

En las especies corredoras, en las cuales la rotación no es importante, la posición posterior del **trocánter menor** mejoraría la función del *iliopsoas* como flexor del fémur (Taylor, 1976; Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008; García-Esponda y Candela, 2010). Un trocánter menor protruido medialmente y la gran palanca para la rotación lateral de fémur asociada fueron interpretados como compatibles con un hábito trepador (Taylor, 1976; Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008; Toledo *et al.*, 2015). Sin embargo, este trocánter está muy protruido medialmente en los roedores *Ctenomys* (cavador), *Coendou* (trepador), *Cynomys* (cavador) y *Sciurus* (trepador), el Lagomorpha *Lepus* (corredor) y los carnívoros *Gulo* (ambulatorio) y *Lontra* (nadador). Por lo tanto es difícil

relacionar esta característica con un uso de sustrato en particular.

La posición del **tercer trocánter** es un carácter muy variable entre los mamíferos y se han realizado diferentes interpretaciones funcionales. Sargis (2002b) propuso que la expansión lateral del tercer trocánter de los tupainos provee un brazo de palanca más largo para el *gluteus superficialis*, que podría ser un indicador de la extensión poderosa del muslo al correr, y asocia el tercer trocánter corto con la posición habitualmente flexionada al trepar. Sin embargo, la expansión lateral de este trocánter solo aumenta el brazo de palanca de este músculo para la abducción y rotación del fémur, no para su flexión, ya que el cambio de localización se da perpendicularmente al plano de flexión. Candela y Picasso (2008) señalaron que la posición distal de este trocánter en los Erethizontidae sugiere para el *gluteus superficialis* una función de abductor y rotador lateral sobre su función de extensión. Esta posición distal aumentaría el brazo de palanca de este músculo para la abducción y flexión, pero no para la rotación. A pesar de las diferencias funcionales relacionadas con la ubicación de este trocánter, no se encuentra una relación con el uso de sustrato ya que la misma ubicación es compartida por especies con diferentes hábitos (Candela y Picasso, 2008; Toledo *et al.*, 2015).

La **epífisis distal** del fémur ha sido relacionada con el uso y preferencia de sustrato por muchos autores (Taylor, 1976; Gebo y Sargis, 1994; Sargis, 2002b; Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008). Una epífisis distal extendida anteroposteriormente permite una mayor extensión de la rodilla por el *quadriceps femoris* para la propulsión necesaria al correr, mientras que una epífisis expandida lateromedialmente indica un miembro más flexionado y movimientos lentos presentes al trepar (Sargis, 2002b). Estas diferencias han sido descriptas para diferenciar especies arborícolas de terrestres en vivérridos (Taylor, 1976), primates (Gebo y Sargis, 1994), marsupiales (Argot, 2002) y roedores (Candela y Picasso, 2008). En *Eocardia*, la ventaja mecánica para el *quadriceps femoris* dada por la epífisis distal expandida anteroposteriormente puede entonces relacionarse con hábitos corredores (Candela *et al.*, 2012). En *Interatherium* y *Steiromys* la posición más flexionada y la menor ventaja de *quadriceps femoris* inferida por la epífisis distal expandida lateromedialmente podría relacionarse con hábitos trepadores (Ver Candela y Picasso, 2008 para interpretación en *Steiromys*). Sin embargo, Candela y Picasso (2008) encontraron cierta variabilidad entre los

Hystricognathi terrestres y existen excepciones a las generalidades planteadas anteriormente.

TIBIA

Una **tuberosidad tibial** expandida anteriormente indica una ventaja en la extensión de la tibia por parte del *quadriceps femoris*, pero su relación con el uso o preferencia de sustrato no es clara (Argot, 2002; Candela y Picasso, 2008). Una tuberosidad tibial con poca protrusión anterior como la presente en *Interatherium* y *Steiromys* podría ser compatible con un uso de sustrato que no requiera una fuerte extensión de la tibia, como lo puede ser trepar, pero también un modo de locomoción terrestre de tipo ambulatorio. En cambio, la fuerte extensión de la tibia inferida a partir de la protrusión anterior de esta tuberosidad en los demás géneros, podría ser más compatible con un hábito corredor (ver Sargis, 2002b).

Una **cresta tibial** extendida distalmente aumentaría la fuerza de flexión de la rodilla y extensión de la pierna por parte del *gracilis* y *semitendinosus*, pero disminuiría la velocidad en este movimiento, por lo que es esperable en especies no corredoras (Salton y Sargis, 2009). Por otra parte, la mayor fuerza de aducción dada por la ventaja mecánica del *gracilis* presente en los Interatheriidae y *Steiromys*, resulta muy beneficiosa en el contexto de un hábito trepador, en el cual la capacidad de presionar medialmente el miembro contra el sustrato es muy importante (McEvoy, 1982; Candela y Picasso, 2008).

La **carilla astragalar** de *Steiromys* es la única de la muestra de fósiles que podría permitir movimientos que no fueran solo anteroposteriores, por la baja altura de la tróclea (ver Candela y Picasso, 2008). El aumento en la libertad de movimientos lateromediales en la articulación de la tibia y astrágalo ha sido vinculado al hábito trepador (Taylor, 1976; Argot, 2002).

Una de las adaptaciones del miembro posterior más importantes para trepar está relacionada con el posicionamiento del pie, función para la que es importante el *tibialis caudalis* (McEvoy, 1982). El gran **surco maleolar** presente en *Steiromys* estaría relacionado en parte con el desarrollo de este músculo en el contexto de la actividad de trepar (Candela y Picasso, 2008; ver Sargis, 2002b). García-Esponda y Candela (2016) observaron un surco maleolar y un *tibialis caudalis* muy reducido en el roedor

corredor *Dasyprocta*. Por lo tanto, la diferencia entre el tamaño mediano de este surco en *Interatherium*, *Hegetotherium*, *Neoreomys* y *Perimys* (amplio pero no tanto como en *Steinomys*) y el tamaño pequeño en *Protypotherium*, *Pachyrukhos*, *Eocardia* y *Schistomys* podría estar más relacionada con una reducción de esta musculatura en los últimos, aún con hábitos probablemente más corredores.

La **fusión** de la tibia con la fíbula ha sido relacionada con diferentes usos de sustrato por distintos autores. Howell (1932) la asoció con una mayor capacidad saltadora; Hildebrand (1985b) observó en los mamíferos cursoriales que la fíbula se encuentra reducida o unida a la tibia; Salton y Sargis (2009) señalaron la fusión entre tibia y fíbula en cavadores, corredores y saltadores, y Argot (2002) relacionó la fusión en algunos marsupiales con la capacidad de saltar. Por lo tanto, es difícil hacer una interpretación con respecto al uso de sustrato a partir de la fusión observada en *Hegetotherium* y *Pachyrukhos*.

4.2.3. Síntesis de morfología funcional

A continuación se detalla el perfil funcional completo para cada género, inferido a partir del estudio detallado de la relación forma-función y función-facultad de las secciones 4.2.1 y 4.2.2.

Typotheria

Protypotherium

- Miembro anterior.
 - Zancada amplia.
 - Articulación gleno-humeral restringida al plano parasagital.
 - Fuerte flexión del antebrazo.
 - Fuerte de flexión en la mano.
 - Extensión incompleta y moderada movilidad lateromedial del antebrazo.
 - Moderada capacidad de pronación/supinación.

- Articulación radial-carpal muy móvil.
 - Extensión relativamente rápida del antebrazo.
 - Importante participación de la ulna en el soporte del peso corporal.
 - Articulación distal entre ulna y radio muy estable.
- Miembro posterior.
- Fuerte extensión del fémur y flexión de la rodilla.
 - Rápida y fuerte flexión del fémur y fuerte extensión de la rodilla.
 - Probablemente una gran capacidad de rotación del fémur.
 - Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.
 - Complejo tibia-fíbula moderadamente rígido.

Interatherium

- Miembro anterior.
- Escápula preparada para resistir múltiples esfuerzos.
 - Gran elevación del brazo y estabilidad en el hombro.
 - Articulación gleno-humeral muy amplia.
 - Fuerte flexión del antebrazo.
 - Fuerte flexión de la mano.
 - Extensión incompleta y cierta movilidad lateromedial del antebrazo.
 - Buena capacidad de pronación/supinación.
 - Articulación radial-carpal muy móvil.
 - Ulna expuesta a la acción combinada de la musculatura flexora y extensora.
 - Fuerte extensión del antebrazo.
 - Importante participación de la ulna en el soporte del peso corporal.

- Miembro posterior.
 - Moderada flexión del fémur y extensión de la rodilla.
 - Probablemente una gran capacidad de rotación lateral del fémur.
 - Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.
 - Probablemente una fuerte flexión ventral e inversión del pie.

Hegetotherium

- Miembro anterior.
 - Zancada amplia.
 - Articulación gleno-humeral restringida al plano parasagital.
 - Fuerte abducción y/o flexo-extensión del húmero.
 - Fuerte flexión de la mano.
 - Moderada flexión del antebrazo.
 - Fuerte extensión del antebrazo, completa y estabilizada.
 - Probablemente poca capacidad de pronación/supinación.
 - Articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento.
 - Fuerte extensión del antebrazo.
 - Articulación radial-carpal muy móvil.
 - Antebrazo distal muy estable.
- Miembro posterior.
 - Rápida flexión del fémur.
 - Fuerte extensión del fémur y flexión de la rodilla.
 - Probablemente una gran capacidad de rotación lateral del fémur.
 - Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.

- Probablemente una fuerte flexión ventral e inversión del pie.
- Complejo tibia-fíbula rígido.

Pachyrukhos

■ Miembro anterior.

- Zancada amplia.
- Articulación gleno-humeral restringida al plano parasagital.
- Fuerte abducción y/o flexo-extensión del húmero.
- Moderada flexión del antebrazo.
- Extensión del antebrazo completa y estabilizada.
- Capacidad de pronación/supinación probablemente muy reducida.
- Articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento.
- Articulación radial-carpal muy móvil.
- Extensión relativamente rápida del antebrazo.

■ Miembro posterior.

- Rápida flexión del fémur.
- Potente extensión del fémur y flexión de la rodilla.
- Probablemente una gran capacidad de rotación lateral del fémur.
- Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.
- Complejo tibia-fíbula rígido.

Caviomorpha

Neoreomys

- Miembro anterior.
 - Fuerte abducción y/o flexo-extensión del húmero.
 - Moderada flexión de la mano.
 - Extensión del antebrazo completa y estabilizada.
 - Articulación del codo muy congruente (estabilizada) resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento.
 - Radio como principal soporte del peso en el miembro anterior.
- Miembro posterior.
 - Fuerte de flexión del fémur y de la rodilla.
 - Fuerte extensión de la rodilla.
 - Fuerte aducción del fémur.
 - Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.
 - Probablemente una moderada flexión ventral e inversión del pie.

Eocardia

- Miembro anterior.
 - Zancada amplia.
 - Articulación gleno-humeral restringida al plano parasagital.
 - Fuerte abducción y/o flexo-extensión del húmero.
 - Extensión del antebrazo completa y estabilizada.
 - Articulación del codo estabilizada y optimizada para movimientos parasagiales.

- Articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento.
 - Extensión rápida del antebrazo.
 - Radio como principal soporte del peso en el miembro anterior.
- Miembro posterior.
- Fuerte extensión del fémur.
 - Fuerte flexión del fémur y muy potente extensión de la rodilla.
 - Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.

Schistomys

- Miembro anterior.
- Fuerte abducción y/o flexo-extensión del húmero.
 - Extensión del antebrazo completa y estabilizada.
 - Articulación del codo estabilizada y optimizada para movimientos parasagitales.
 - Articulación del codo congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento.
 - Radio como principal soporte del peso en el miembro anterior.
- Miembro posterior.
- Probablemente una buena capacidad de flexión del fémur.
 - Muy potente extensión de la rodilla.
 - Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.

Perimys

- Miembro anterior.
 - Fuerte elevación del brazo y estabilidad en el hombro.
 - Fuerte de rotación externa del húmero.
 - Moderada flexión de la mano.
 - Extensión del antebrazo completa y estabilizada.
 - Articulación del codo estabilizada y optimizada para movimientos parasagitales.
 - Articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento.
 - Articulación radial-carpal rígida.
 - Fuerte extensión del antebrazo.
 - Radio como principal soporte del peso en el miembro anterior.
- Miembro posterior.
 - Probablemente una buena capacidad de flexión del fémur.
 - Articulación del tobillo restringida al plano parasagital.
 - Probablemente una moderada flexión ventral e inversión del pie.

Steiromys

- Miembro anterior.
 - Mucha fuerza en musculatura del hombro.
 - Articulación gleno-humeral muy amplia. Fuerte flexión del antebrazo.
 - Fuerte rotación interna del húmero y por consiguiente una fuerte aducción del antebrazo.

- Buena capacidad de pronación/supinación, con fuerte supinación del antebrazo y por lo tanto capacidad de orientar medialmente el lado palmar de la pata delantera.
 - Fuerte flexión de la mano.
 - Extensión incompleta y cierta movilidad lateromedial del antebrazo.
 - Articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento.
 - Ulna expuesta a la acción combinada de la musculatura flexora y extensora.
 - Fuerte extensión del antebrazo. Gran participación de la ulna en el soporte del peso corporal.
- Miembro posterior.
- Fuerte de flexión del fémur.
 - Moderada extensión de la rodilla.
 - Probablemente una gran capacidad de rotación lateral del fémur.
 - Fuerte aducción, extensión del miembro posterior y flexión de la rodilla.
 - Capacidad de movimientos laterales en la articulación del tobillo.
 - Probablemente una fuerte flexión ventral e inversión del pie.

4.3. Análisis cuantitativos

4.3.1. Árbol filogenético combinado

En la Figura 4.15 se puede observar el árbol combinado para aplicar los métodos comparativos en los análisis morfogeométricos.

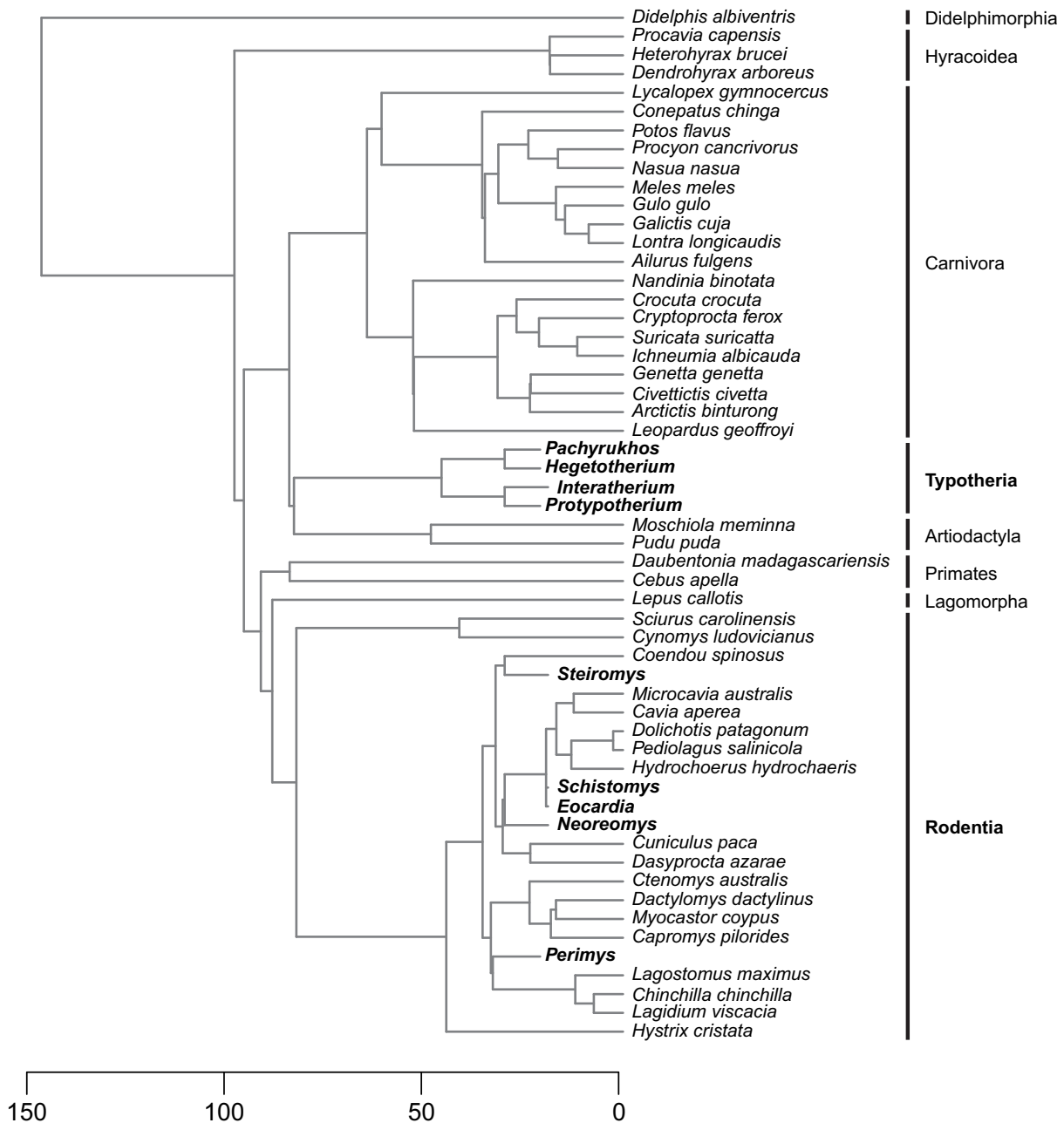


Figura 4.15. Árbol combinado incluyendo la muestra de actuales y los géneros fósiles. Escala en Millones de años.

4.3.2. Número mínimo de *semilandmarks* y Componentes Principales

Se detectaron dos cuestiones principales en la serie de análisis dedicados a decidir el número de *semilandmarks* se superficie óptimo para cuantificar el cambio de forma. Estas dos cuestiones son: agregar todos los puntos que se pueda no garantiza una mayor correlación con la forma de la superficie y el deslizamiento por distancia de Procrustes (PD) genera más ruido en los análisis que el deslizamiento por energía de deformación (BE).

La correlación entre los pares de análisis consecutivos aumenta a medida que se aumenta el número de *semilandmarks* en la superficie, hasta llegar a una primer correlación máxima. A partir de este punto ocurren situaciones diferentes deslizando por BE y por PD. En los análisis deslizando por BE, luego del punto de máxima correlación, se alcanza una zona de estabilidad, donde al sumar *landmarks*, no cambia la correlación con el análisis inmediatamente anterior. Luego de esta zona, comienza a haber fluctuaciones y se alcanza una zona de artefactos similar a la visualizada para los análisis de PD. En los análisis deslizando por PD, las diferencias comienza a ser muy abruptas hasta llegar a una zona más estable, aunque continuando con los artefactos. En el gráfico con las correlaciones entre pares de análisis por BE para el número proximal (Figura 4.16 A), se observa una estabilización en el punto que representa la correlación entre los análisis de 15 y 20 puntos. A partir de ese punto, hay una zona muy estable hasta aproximadamente el par 20 (100 y 105 puntos) y luego comienza a haber más variaciones entre los análisis. En el gráfico con las correlaciones entre los pares consecutivos de análisis por PD (Figura 4.16 B) se observa que hay abruptas variaciones entre todos los análisis (en comparación con el gráfico con deslizado por BE).

El ruido observado (aumentos y disminuciones en la correlación entre los espacios de Procrustes de pares de análisis sucesivos) podría deberse a cuestiones intrínsecas de los métodos de deslizado, a la etapa de posicionamiento del parche original sobre cada espécimen (mayor cantidad de puntos pueden resultar en una mayor cantidad de error al traspasarlos en las perpendiculares entre mallados), o a más razones no contempladas aquí. A partir de estas diferencias entre los resultados por PD y BE, se decidió utilizar el deslizado por BE. Esta decisión se tomó por ser el método que genera

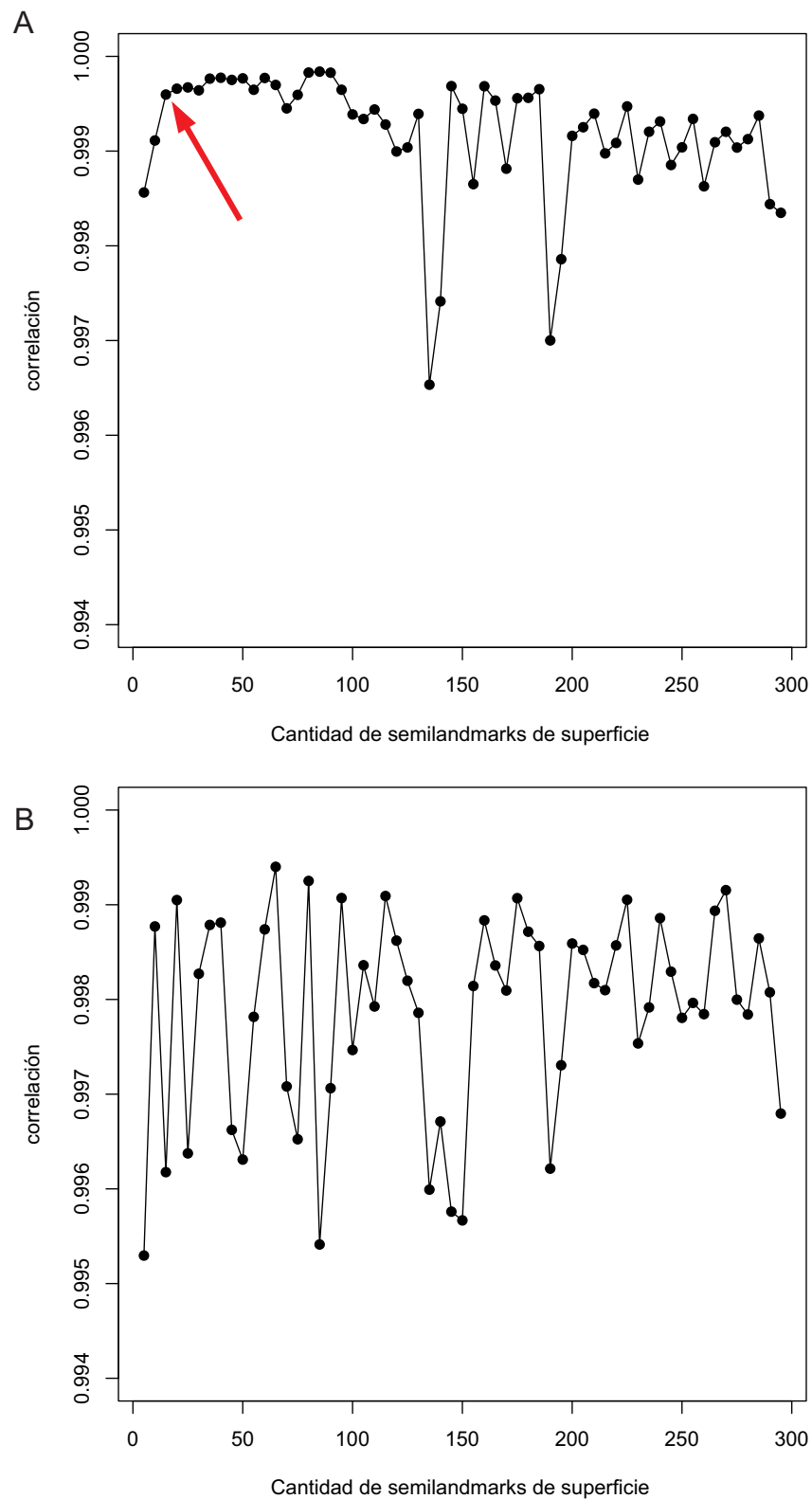


Figura 4.16. Correlación entre análisis sucesivos ejemplificado con el húmero proximal. **A.** Análisis con *semilandmarks* deslizados por BE. **B.** Análisis con *semilandmarks* deslizados por PD. La flecha indica el par con 15-20 *semilandmarks* de superficie

una estabilidad entre los resultados de los primeros análisis posteriores al punto de mayor correlación. Y una vez reconocido el par de análisis que primero alcanza la máxima correlación (el par 15-20 en el caso del húmero proximal), se eligió el análisis de menor cantidad de puntos para representar los cambios de forma y utilizar en las interpretaciones ecomorfológicas (ver sección 3.4.2).

La Figura 4.17 muestra la correlación entre cada par de análisis con igual número de *semilandmarks*, pero diferente método para su deslizamiento para el húmero proximal. En dicho gráfico se observa una correlación máxima entre los análisis con pocos *semilandmarks* de superficie y al aumentar el número de puntos, los dos métodos de deslizamiento divergen progresivamente.

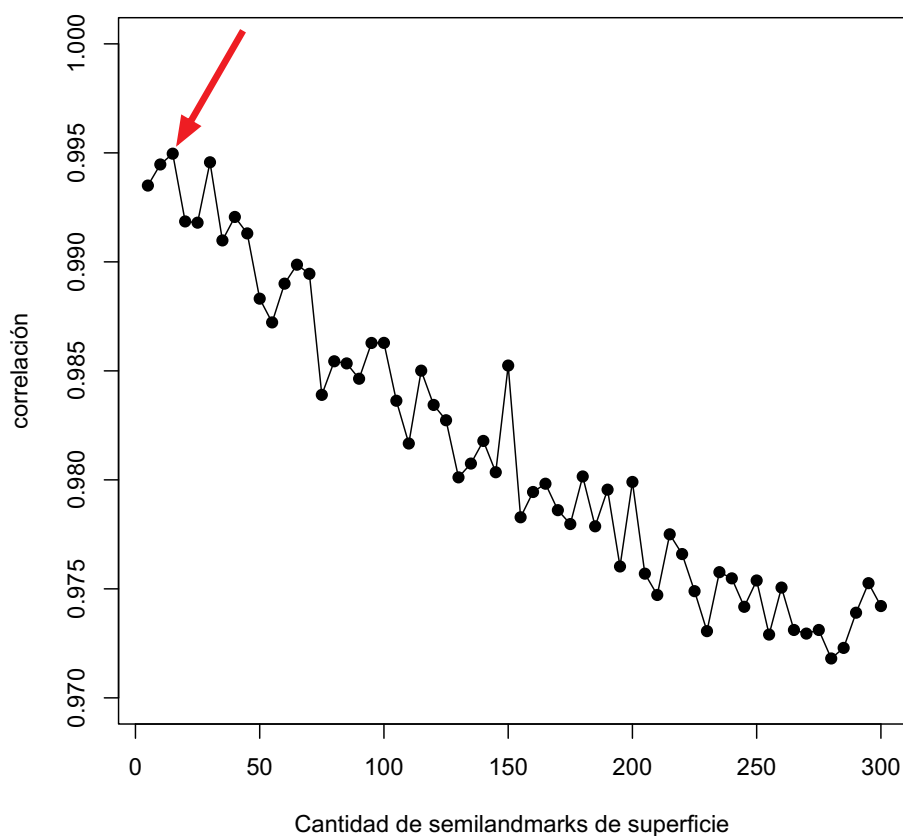


Figura 4.17. Correlación entre análisis con *semilandmarks* de superficie deslizados por BE y PD, para cada cantidad de *semilandmarks* ejemplificado con el húmero proximal. La flecha indica el par con 15-20 *semilandmarks* de superficie

A partir de toda esta información se elige el análisis con un parche de 15 puntos para el caso del húmero proximal, y el método de deslizado de BE en todos los análisis. El número de *semilandmarks* final seleccionado para cada carilla articular está detallado en la sección 3.4.2. Este procedimiento ejemplificado con el húmero

proximal, fue realizado para cada carilla articular.

En los gráficos de correlación entre el espacio reducido de los PC's y el espacio total se nota una estabilización demarcada por el máximo PC a tener en cuenta. En el caso del húmero proximal (Figura 4.18) se nota una estabilización a partir del PC 7, determinando a éste como el máximo PC a retener en los análisis (ver sección 3.4.2).

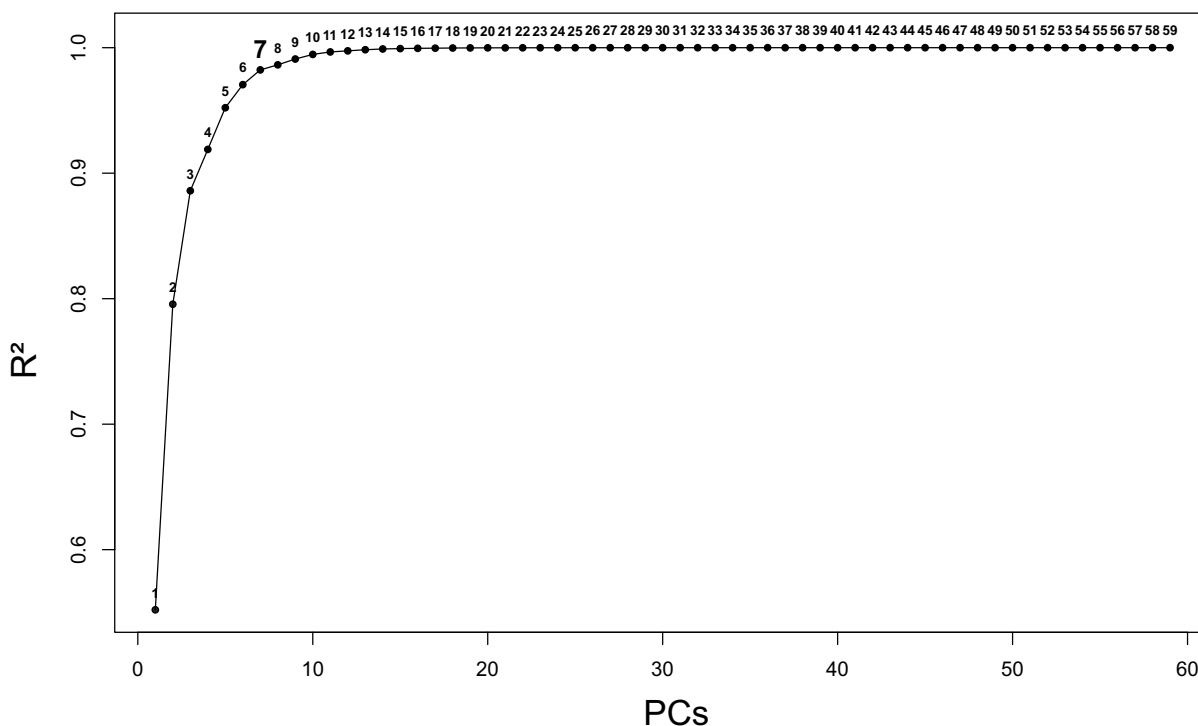


Figura 4.18. Correlación de espacio reducido vs. espacio total ejemplificado con el húmero proximal. R^2 , coeficiente de determinación; PCs, componentes principales

4.3.3. Análisis de Componentes Principales y Ecomorfología

ESCÁPULA

Los cuatro primeros componentes del PCA de la carilla articular de la escápula (= cavidad glenoidea) explican el ~83 % y los primeros 2 el ~56 % de la varianza. En la Figura 4.19 se muestra el morfoespacio comprendido por los dos primeros componentes principales.

Sobre el PC1 (~29 %) se observa un cambio entre una carilla piriforme (con el área posterior lateromedialmente más ancha que el área anterior) y una proyección ventral del extremo anterior levemente más marcada en el lado negativo hacia una carilla semicircular, con el extremo anterior levemente menos proyectado

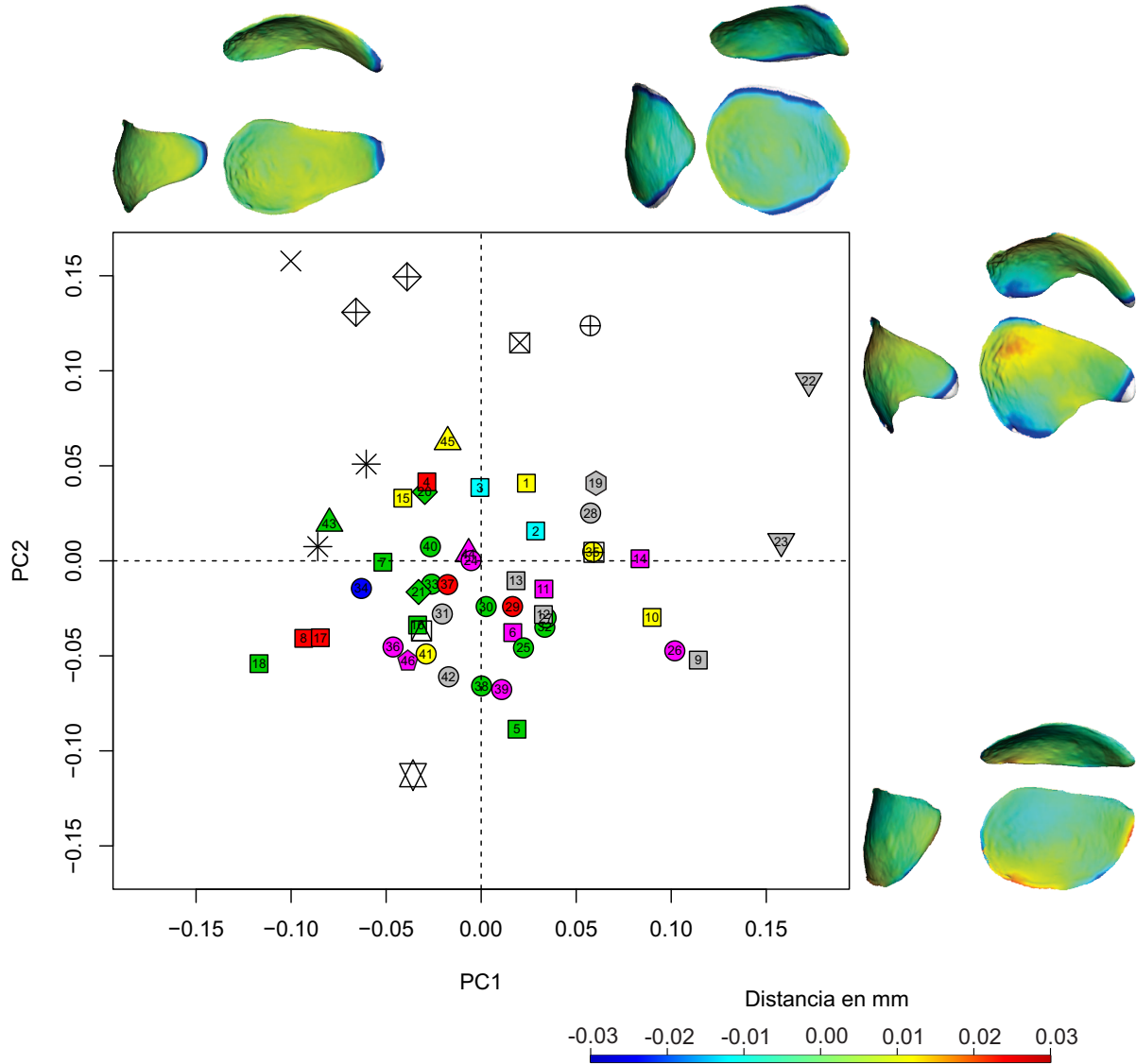


Figura 4.19. Análisis de componentes principales de la carilla articular de la escápula. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista ventral (abajo, derecha), posterior (abajo, izquierda) y lateral (arriba). Categorías locomotoras: ◆, Ambulatorio; ◆, Cavador; ◆, Cavador ocasional; ◆, Trepador; ◆, Corredor; ◆, Saltador; ◆, Nadador. Grupos vivientes: ◇, *Didelphis*; □, Rodentia; ○, Carnivora; ◊, Lagomorpha; ◇, Primates; ▽, Artiodactyla; △, Hyracoidea. Géneros extinguidos: ×, *Protypotherium*; ✱, *Interatherium*; ⊠, *Hegetotherium*; ⊞, *Pachyrukhos*; ⊞, *Neoreomys*; ⊕, *Eocardia*; ⊞, *Perimys*; ⊞, *Steiromys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

ventralmente en el lado positivo. Sobre el PC2 (~27 %) hay un cambio desde una carilla ovalada, con el extremo anterior orientado lateralmente y menor curvatura anteroposterior y lateromedial de toda la superficie en el lado negativo, hacia una carilla con una región anterior marcadamente más angosta lateromedialmente que la región posterior, con el extremo anterior orientado medialmente y muy protruido ventralmente y mayor curvatura anteroposterior y lateromedial de toda la superficie en el lado positivo.

Hay un arreglo funcional, principalmente sobre el PC1. Los corredores se encuentran hacia el lado positivo del PC1, con los valores más extremos en los dos Artiodactyla. Los saltadores tienen valores medios del PC1 y los trepadores y cavadores se encuentran hacia los valores negativos de los dos PCs, junto con el único nadador. Los cavadores ocasionales y los ambulatorios se distribuyen entre valores negativos y positivos del PC1 (los cavadores ocasionales incluyen valores más positivos del PC2), superponiéndose con las demás facultades.

Entre los tipoterios, *Protypotherium* y los dos Hegetotheriidae se encuentran en los valores más positivos del PC2, presentando una gran protrusión ventral del borde anterior. *Interatherium* tiene valores medios del PC2, más similares a los de la muestra actual, y negativos de PC1, cerca de trepadores, cavadores y el nadador. *Hegetotherium* tiene un valor más positivo sobre el PC1 que *Protypotherium* y *Pachyrhinos*. Entre los roedores, *Steiomys* tiene el valor extremo negativo del PC2 y un valor negativo de PC1 (morfoespacio principalmente ocupado por géneros no corredores). *Perimys* se encuentra en el mismo cuadrante. *Neoreomys* y *Eocardia* tienen valores positivos de PC1 y se diferencian en el PC2, con valores medios para *Neoreomys* y positivos altos para *Eocardia*.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico no fue significativo ($p=0.08$), por lo que las diferencias de forma no se explican por el cambio en tamaño. El análisis de descomposición ortonormal de la varianza resultó significativo para los cuatro PCs (Tabla 4.1), indicando una señal filogenética difusa en estos componentes además de una gran dependencia en ciertos nodos (dada por el R^2Max significativo).

En el Apéndice 3 se encuentran los gráficos que muestran la descomposición ortonormal de la varianza y los nodos con mayores coeficientes cuadrados que

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE		
						$F_{(6,39)}$	Tukey	$F_{(6,6.074)}$	Comp. Mult.
PC1	29.456	5.524***	-2.09	3.427**	2.913*	3.49**	R>C=T	56.35***	C=N=T>A=R; T>N; N>S=O; C>O
PC2	26.555	7.429***	-3.117	3.278**	6.68**	1.43		24.78***	A=T=C>O
PC3	17.976	1.748*	-2.567	2.268*	4.236**	1.16		24.80***	O=R=T>C; R>A
PC4	9.152	5.752***	-2.518	3.389**	4.256**	0.82		19.61***	O=C=T>N; T>A
% V. Ac.	83.138								
$R^2 esp.$	0.9735								

Tabla 4.1. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular de la escápula, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; $R^2 esp.$, coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros cuatro PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

sobrepasan los límites de confianza. En el PC1, la mayor dependencia filogenética se da en el nodo que incluye a los Artiodactyla y Typotheria. Los Artiodactyla tienen valores extremos positivos de PC1 (como se describió más arriba) y los Typotheria tienen valores medios y negativos. En el PC2 la mayor dependencia se da en el nodo que incluye al clado (Artiodactyla+Typotheria) y Carnivora. Los (Artiodactyla+Typotheria) tienen valores medios y positivos del PC2 y los Carnivora tienen valores medios y negativos. Los restantes PCs analizados son el PC3 y PC4. En el PC3, la mayor dependencia se da en el nodo entre Lagomorpha y Rodentia; en el PC4, esta dependencia se observa en el nodo que incluye a los clados ((Lagomorpha+Rodentia)+Primates) y (Carnivora+(Artiodactyla+Typotheria)). El GLM encuentra diferencias significativas entre los grupos en el PC1. La prueba de Diferencia Significativa Honesta de Tukey para este PC muestra diferencias significativas entre corredores por un lado y cavadores + trepadores por el otro. El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

HÚMERO

Carilla proximal

Los siete primeros componentes del PCA de la carilla proximal del húmero (= cabeza humeral) explican el ~85 % de la varianza, y los primeros dos componentes el ~52 % de la varianza. En la Figura 4.20 se muestra el morfoespacio comprendido por los dos primeros componentes principales (~52 %).

Sobre el PC1 (~33 %) se observa un cambio de forma desde una carilla más plana (menor curvatura lateromedial sobre el plano frontal y anteroposterior sobre el plano sagital), expandida en sentido lateromedial, con una zona anterior achatada en los valores negativos, hacia una carilla más esférica (mayor curvatura lateromedial sobre el plano frontal y anteroposterior sobre el plano sagital), comprimida en sentido lateromedial, con una zona anterior menos achatada en los positivos. Sobre el PC2 (~19 %), el cambio de forma es más sutil, con una reducción del borde lateroposterior, una expansión del borde medioposterior entre los valores negativos y los positivos, dando en vista proximal una forma ovalada con el eje mayor en sentido anteromedial/posterolateral en los valores negativos y con el eje mayor en sentido anterolateral/posteromedial en los valores positivos.

Los corredores se ubican principalmente en la zona con valores medios y bajos del PC1 y medios y altos del PC2. Los trepadores se ubican principalmente en la zona con valores medios y altos del PC1 y medios y bajos del PC2. Los cavadores tienen valores medio-altos de PC1 y valores medios en el PC2. Sobre la periferia de la zona de cavadores se ubican los cavadores ocasionales. Los saltadores y el nadador tienen valores negativos medios del PC2. La distinción más evidente se da entre los corredores y el resto de los usos de sustrato, que tienen mucha superposición. Los ambulatorios se encuentran distribuidos en gran parte del morfoespacio.

Entre los roedores, *Eocardia* tiene valores cercanos a los corredores. *Perimys* está en el extremo de los valores negativos de PC2, con valores en PC1 similar al de los corredores. *Steiromys* tiene valores muy positivos del PC1, compartiendo el espacio con los trepadores *Capromys* y *Arctictis*, cerca de los cavadores. Entre los tipoterios, *Protypotherium* está en el límite entre los corredores y el resto de los usos de sustrato, compartiendo el espacio con los ambulatorios. *Interatherium* cae en la periferia de

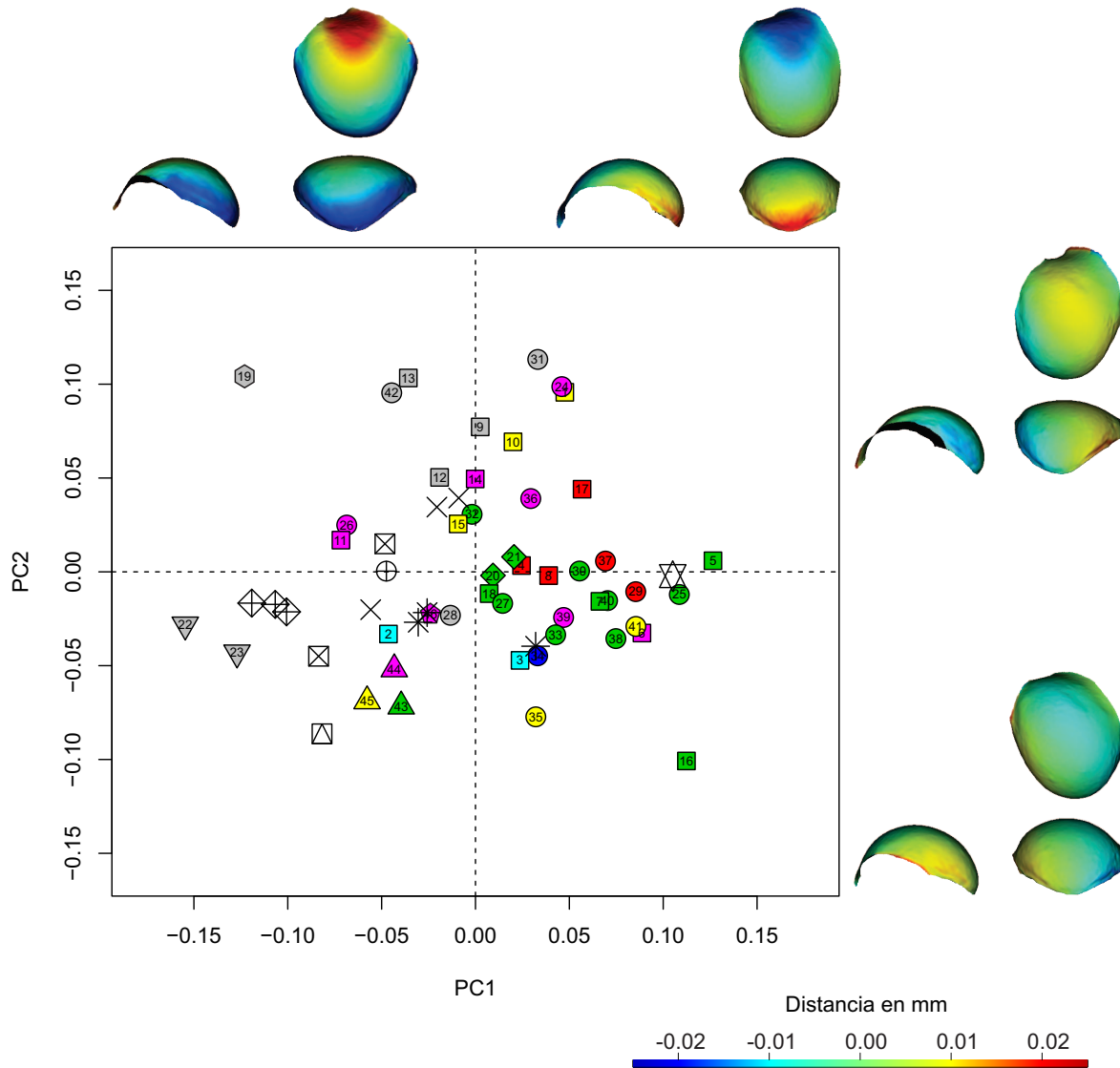


Figura 4.20. Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal del húmero. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista posterior (abajo, derecha), medial (abajo, izquierda) y proximal (arriba). Categorías locomotoras: ●, Ambulatorio; ●, Cavador; ●, Cavador ocasional; ●, Trepador; ●, Corredor; ●, Saltador; ●, Nadador. Grupos vivientes: \diamond , *Didelphis*; \square , *Rodentia*; \circ , *Carnivora*; \bigcirc , *Lagomorpha*; \diamond , *Primates*; ∇ , *Artiodactyla*; \triangle , *Hyracoidea*. Géneros extinguidos: \times , *Protypotherium*; $*$, *Interatherium*; \boxtimes , *Hegetotherium*; \oplus , *Pachyrukhos*; \oplus , *Eocardia*; \boxtimes , *Perimys*; \boxtimes , *Steiromys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

los cursoriales con valores superpuestos con ambulatorios, trepadores, saltadores, cavadores ocasionales y el nadador. *Pachyrukhos* se ubica dentro de la nube de corredores. *Hegetotherium* se ubica cerca de los corredores y los ambulatorios, con valores similares a *Protypotherium*.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico resultó significativa ($p < 0.05$). Aproximadamente un 4 % de la variación en forma puede explicarse a partir del cambio en tamaño (Figura 4.21).

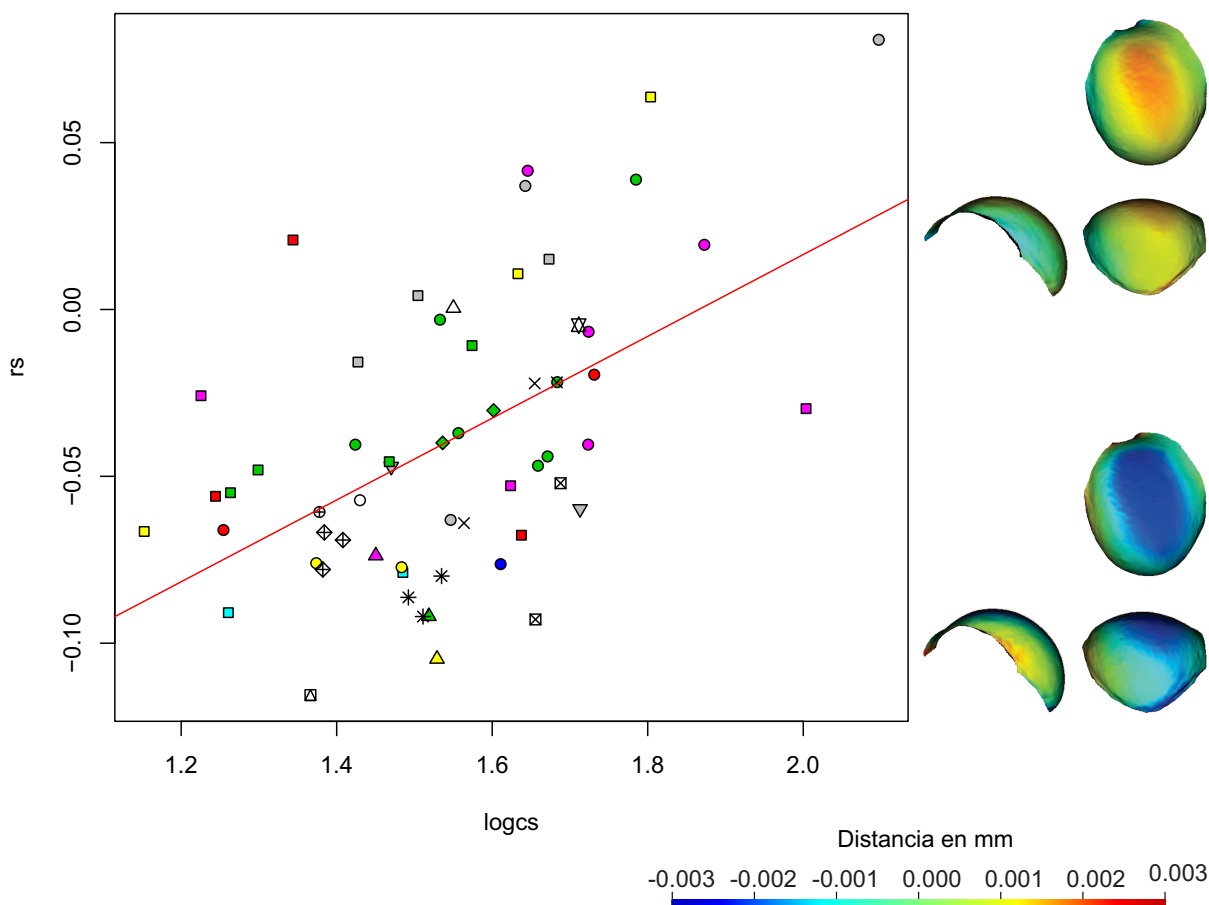


Figura 4.21. Regresión del \log_{10} del tamaño de centroide de la carilla articular proximal del húmero. rs, variable de forma. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista posterior (abajo, derecha), medial (abajo, izquierda) y proximal (arriba). Categorías locomotoras: ●, Ambulatorio; ●, Cavador; ●, Cavador ocasional; ●, Trepador; ●, Corredor; ●, Saltador; ●, Nadador. Grupos vivientes: \triangle , *Didelphis*; \square , Rodentia; \circ , Carnivora; \diamond , Lagomorpha; ∇ , Artiodactyla; \triangle , Hyracoidea. Géneros extinguidos: \times , *Protypotherium*; $*$, *Interatherium*; \boxtimes , *Hegetotherium*; \diamond , *Pachyrukhos*; \oplus , *Eocardia*; \boxminus , *Perimys*; \boxtimes , *Steiomys*.

El análisis de descomposición ortonormal de la varianza (Apéndice 3) resultó significativo para los todos los PCs indicando señal filogenética difusa, pero solo el PC1 tiene una dependencia particular con un nodo (Tabla 4.2).

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE
						$F_{(6,39)}$	Tukey $F_{(6,5.714)}$ Comp. Mult.
PC1	32.993	6.113***	-3.855	4.269***	9.836***	4.17**	T=C>R 37.25*** A>C=T; R>C=T
PC2	18.704	0.035	-3.559	4.122***	8.403***	2.32	39.16*** (O,S,T,A,N)>R; T>(R,C,A); S>R=C
PC3	11.396	1.609	-1.494	1.88*	1.293	1.1	45.07*** A=R=S=T>O=C=N
PC4	8.277	0.52	-2.457	2.499*	2.986*	2.02	54.71*** C=R>T; N>(C,O,R,T,A); C,O,R,N,S>A
PC5	5.105	-0.362	-1.381	0.819**	0.31	1.32	14.33** R=T>S
PC6	4.925	-0.888	-2.444	3.178**	3.639*	0.48	22.05*** O=S=T=A>R; S>C
PC7	3.608	-0.231	-2.6	2.302*	3.51*	0.95	9.58** S>A
% V. Ac.	85.008						
$R^2 esp.$	0.9823						

Tabla 4.2. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal del húmero, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; $R^2 esp.$, coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros siete PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

El PC1 tiene dependencia filogenética con el nodo que incluye al clado (Artiodactyla+Typotheria) y Carnivora. Artiodactyla+Typotheria tienen valores negativos del PC1 y Carnivora tiene valores positivos. En el PC1, el GLM encuentra diferencias significativas entre las categorías. La prueba de Diferencia Significativa Honesta de Tukey muestra diferencias significativas para este PC entre corredores por un lado y cavadores + trepadores por el otro (al igual que en el análisis de la carilla articular de la escápula). El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

Carilla distal

Los primeros siete componentes del PCA de la carilla distal de húmero (= tróclea + capítulo) explican el ~79 % de la variación total. La Figura 4.22 muestra el morfoespacio formado por los dos primeros PCs (~42 %).

Sobre el PC1 (~32 %) la variación se da desde una carilla ancha (lateromedialmente), baja (proximodistalmente) y corta (anteroposteriormente) con un labio medial de la tróclea poco protruido hacia una carilla angosta, alta y corta con un labio medial de la tróclea muy protruido. Sobre el PC2 (~17 %) la variación se da desde una carilla con un capítulo hemisférico y con un segmento posterior de la tróclea angosto y muy profundo, hacia una carilla con un capítulo más cilíndrico con un segmento posterior de la tróclea ancho y poco profundo.

Los trepadores tienen valores negativos del PC1 (menos *Dendrohyrax*) y los corredores tienen valores positivos de este PC. Los cavadores tienen valores medios y negativos del PC1 y medios y positivos del PC2. Los cavadores ocasionales y los ambulatorios tienen valores más dispares en los dos PCs. El nadador tiene valores medios negativos de los dos PCs.

Entre los tipoterios, los dos Hegetotheriidae comparten el morfoespacio con los corredores. *Interatherium* se ubica en una región del morfoespacio compartida por todos los usos de sustrato desde una posición marginal a los corredores hasta los trepadores. *Protypotherium* también ocupa un gran área del morfoespacio, cerca de corredores, cavadores ocasionales y ambulatorios. Entre los roedores, *Steiomys* ocupa un lugar central en el morfoespacio de los trepadores. Los demás roedores comparten el cuadrante formado por valores positivos de PC1 y PC2 con roedores saltadores,

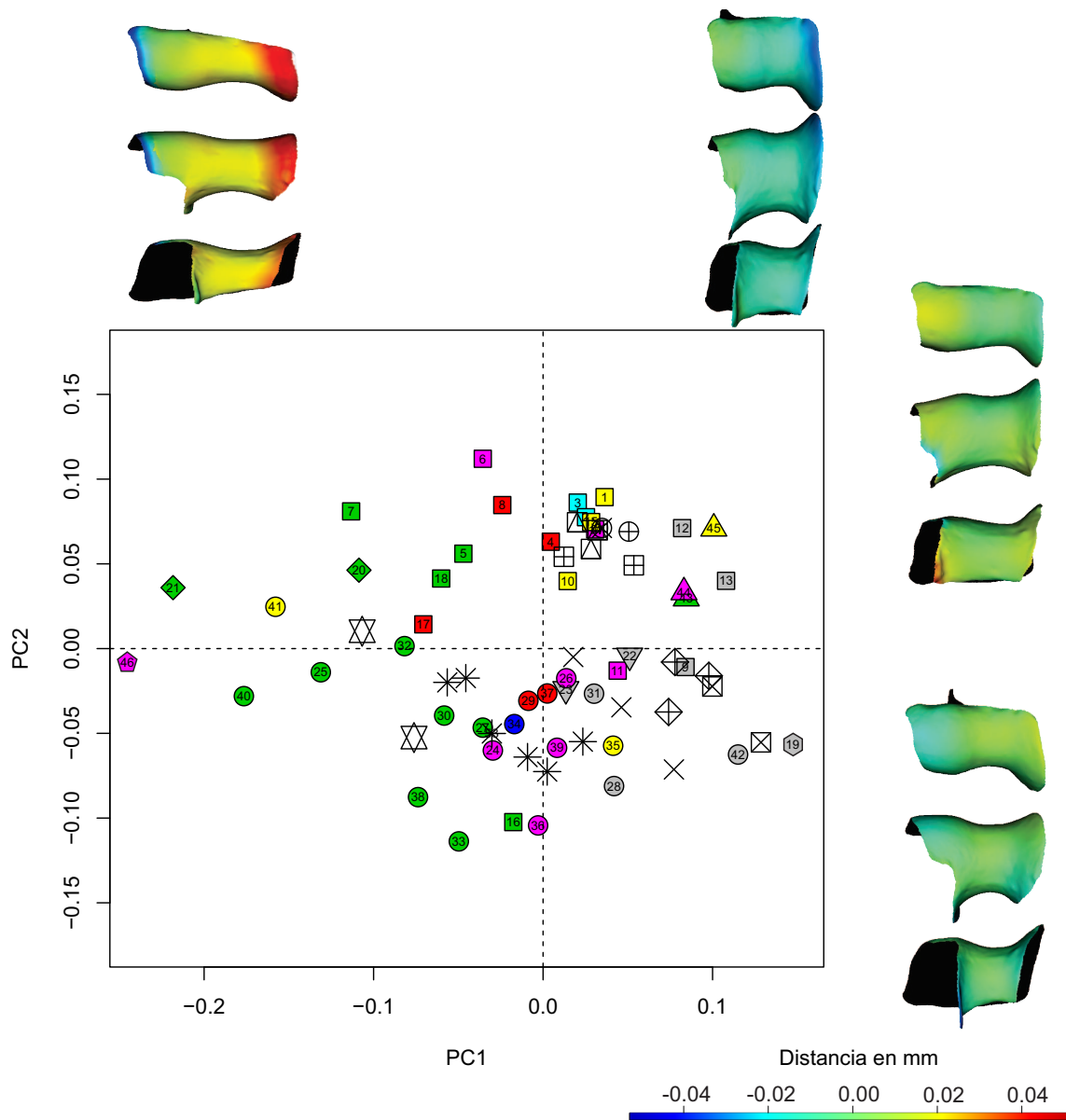


Figura 4.22. Análisis de componentes principales de la carilla articular distal del húmero. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista anterior (arriba), distal (centro) y posterior (abajo). Categorías locomotoras: ●, Ambulatorio; ●, Cavador; ●, Cavador ocasional; ●, Trepador; ●, Corredor; ●, Saltador; ●, Nadador. Grupos vivientes: ◇, *Didelphis*; □, Rodentia; ○, Carnivora; ◇, Lagomorpha; ▽, Primates; △, Artiodactyla; △, Hyracoidea. Géneros extinguidos: ×, *Protypotherium*; ✱, *Interatherium*; ⊠, *Hegetotherium*; ⊞, *Pachyrhinos*; ⊞, *Neoreomys*; ⊕, *Eocardia*; ⊞, *Schistomys*; ⊞, *Perimys*; ⊞, *Steiromys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

cavadores, cavadores ocasionales, corredores y ambulatorios.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico no resultó significativa ($p=0.05$), por lo tanto no se encontró relación entre el cambio en el tamaño y el cambio en la forma. El análisis de descomposición ortonormal de la varianza (Apéndice 3) fue significativo para los siete PCs, indicando señal filogenética difusa. Los PCs dos, tres y cuatro tienen una dependencia particular con un nodo (Tabla 4.3).

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE
						$F_{(6,39)}$ Tukey	$F_{(6,6.075)}$ Comp. Mult.
PC1	31.82	0.637	-4.799	5.422***	14.947***	4.42**	31.68*** R>(C,A,N,T,O); T>O=A
PC2	16.557	17.258***	-6.597	8.745***	31.993***	1.55	23.23*** A=R=T>O; T>(S,C,O,N)
PC3	9.902	6.865***	-0.984	2.677*	1.214	5.47***	45.5*** (C,A,N,T,O,S)>R; C>A
PC4	6.757	4.599**	-3.496	4.708***	7.863***	0.81	23.5*** A=O=R>T; O=R>C
PC5	5.491	1.987	-1.59	2.929**	1.636	1.33	37.95*** R>(T,O,S,C,A); O=A>T
PC6	4.355	0.676	-2.804	3.29**	4.758**	1.31	42.40*** S>T=O=R=C=A>N
PC7	3.705	-0.882	-1.75	2.022*	1.459	0.68	8.02* A>T
% V. Ac.	78.587						
$R^2 esp.$	0.9716						

Tabla 4.3. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular distal del húmero, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; $R^2 esp.$, coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros siete PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

El PC2 tiene dependencia filogenética con el nodo que incluye a los clados ((Artiodactyla+Typotheria) + Carnivora) y ((Rodentia+Lagomorpha) + Primates), con valores negativos para los primeros y positivos para los segundos. La señal filogenética en el PC3 se da en el nodo que incluye Artiodactyla y Typotheria; en el PC4 se da entre el nodo que incluye al clado (Artiodactyla+Typotheria) y Carnívora. El GLM encuentra diferencias significativas entre las categorías en el PC1 y el PC3. La prueba de Diferencia Significativa Honesta de Tukey muestra diferencias significativas entre corredores por un lado y trepadores por el otro para PC1 y entre corredores y

todos los demás (excepto nadadores). El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

RADIO

Carilla proximal

Los seis primeros componentes del PCA de la carilla proximal del radio (= fóvea) explican el ~83 % de la varianza. En la Figura 4.23 se muestra el morfoespacio comprendido por los dos primeros componentes principales (~56 %).

Sobre el PC1 (~39 %) el cambio morfológico se da entre carillas semicirculares sin una eminencia radial proyectada en los valores negativos, hacia una carilla muy deprimida anteroposteriormente con una eminencia radial muy protruida proximalmente en los valores positivos. Sobre el PC2 (~17 %) la variación se da entre una carilla con un borde medial expandido posteriormente y una eminencia radial ubicada más lateralmente en los valores negativos, hacia una carilla con un borde medial expandido anteriormente y una eminencia radial ubicada más medialmente en los valores positivos.

Para las siguientes interpretaciones no se tienen en cuenta los Hyracoidea, que presentan tres usos de sustrato diferentes y sin embargo tienen una morfología muy similar indicando una fuerte señal filogenética (apoyada por el análisis de descomposición ortonormal indicado en la Tabla 4.5 y el Apéndice 3). Los trepadores tienen principalmente valores negativos medios y extremos del PC1 y medios del PC2, junto con el nadador. Los saltadores tienen valores entre medios negativos y positivos de PC1 y medios de PC2. Los corredores tienen valores medios positivos y negativos de PC1 y de PC2. Los cavadores tienen ocupan una diagonal entre los valores negativos de PC1 y PC2 y los valores positivos de PC1 y PC2. Los cavadores ocasionales ocupan el cuadrante con valores positivos de los dos PCs.

Los tipoterios tienen valores principalmente negativos de PC1 y negativos de PC2. Los Interatheriidae tienen valores negativos de PC1 y *Hegetotherium* tiene un valor positivo muy bajo de PC1. *Interatherium* tiene valores cercanos a los trepadores y están en una posición coincidente con la diagonal ocupada por los cavadores. *Protypotherium* presenta cierta disparidad, entre una posición cercana a *Interatherium* y otra más

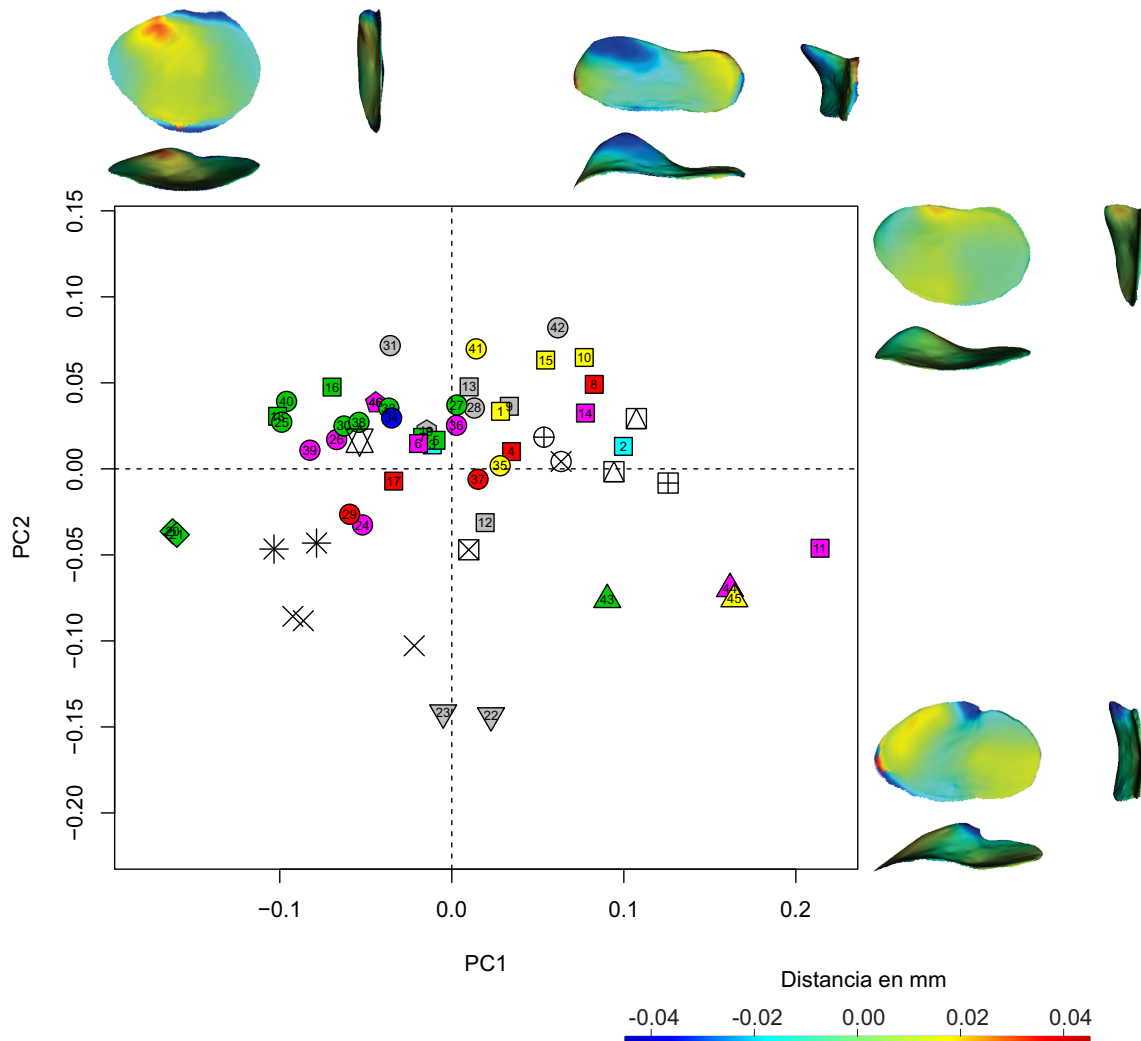


Figura 4.23. Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal el radio. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista proximal (arriba, izquierda), lateral (arriba, derecha) y posterior (abajo). Categorías locomotoras: ◆, Ambulatorio; ◆, Cavador; ◆, Cavador ocasional; ◆, Trepador; ◆, Corredor; ◆, Saltador; ◆, Nadador. Grupos vivientes: ◇, *Didelphis*; □, Rodentia; ○, Carnivora; ◊, Lagomorpha; ◇, Primates; ▽, Artiodactyla; △, Hyracoidea. Géneros extinguidos: ×, *Protypotherium*; *, *Interatherium*; ⊠, *Hegetotherium*; ⊞, *Neoreomys*; ⊕, *Eocardia*; ⊗, *Schistomys*; ⊞, *Perimys*; ⊗, *Steiomys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

cercana a los Artiodactyla (corredores). *Hegetotherium* tiene valores coincidentes con los corredores y los ambulatorios. Entre los roedores, *Steiomys* comparte el morfoespacio con los trepadores, ambulatorios y el nadador, con valores negativos de PC1 y positivos de PC2. Los demás roedores tienen valores positivos de PC1 y están en el morfoespacio de los ambulatorios, con superposición de saltadores, cavadores y corredores.

Los primeros tres PCs tienen señal filogenética difusa y los dos primeros PCs tienen una señal sesgada a determinados nodos sumada a la señal difusa (Tabla 4.4 y Apéndice 3). El PC1 tiene señal principalmente en dos nodos: el que incluye Hyracoidea y el resto de Eutheria, y el que incluye Primates y al clado (Lagomorpha+Rodentia). En el PC2 hay señal sobre el nodo entre (Artiodactyla+Typotheria) y Carnívora.

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE		
						$F_{(6,38)}$	Tukey	$F_{(6,5.714)}$	Comp. Mult.
PC1	39.059	2.465*	-4.665	5.784***	14.58***	2.68*	O>T	22.89***	T>O=A
PC2	16.619	8.169***	-4.35	5.54***	13.263***	0.27		13.49**	C>A
PC3	11.453	1.097	-1.52	2.367*	1.332	1.18		27.02***	R>S=A=O; T>O
PC4	6.489	-1.415	-1.384	0.892	0.358	0.71		15.10**	A>C
PC5	6.116	-0.095	0.118	-0.269	-0.755	1.54		27.96***	O=S>A=C=T
PC6	3.715	-0.804	-0.07	0.936	-0.186	1.25		10.07**	R>O
% V. Ac.	83.451								
R^2 esp.	0.9823								

Tabla 4.4. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal del radio, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; R^2 esp., coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros seis PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico resultó no significativa ($p=0.29$), por lo que no se encuentra una dependencia con el tamaño para la morfología. El GLM encontró diferencias significativas entre las categorías sobre el PC1. La prueba de Diferencia Significativa Honesta de Tukey

mostró que esas diferencias se dan entre los cavadores ocasionales (con mayores valores de PC1) y los trepadores (con menores valores de PC1). El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

Carilla distal

Los primeros seis componentes del PCA de la carilla distal del radio (= carilla articular carpal) explican un $\sim 84\%$ de la varianza. En la Figura 4.24 se muestra el morfoespacio comprendido por los dos primeros componentes principales ($\sim 54\%$).

Sobre el primer componente ($\sim 32\%$), el cambio de forma varía entre una carilla con la porción medial más angosta anteroposteriormente que la porción lateral (dada por una expansión posterolateral), poca curvatura anteroposterior y lateromedial y un proceso estiloides no protruido, hacia una carilla con su porción lateral más angosta que la medial y una pronunciada curvatura lateromedial acompañada de un proceso estiloides muy protruido. Sobre el PC2 ($\sim 22\%$) no hay un cambio marcado en la curvatura sino un cambio en las proporciones, desde una carilla alta anteroposteriormente con una proyección posterior, hacia una carilla baja anteroposteriormente.

No se observa un arreglo claro relacionado con las categorías, pero sí una separación sobre el PC1 de los tipoterios hacia el lado negativo (con el género viviente *Lepus* en el extremo negativo) y el resto de la muestra actual hacia los valores positivos. Sobre el PC2 se separan los dos Hegetotheriidae con valores negativos y los Interatheriidae con valores cercanos a cero.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico resultó no significativo ($p=0.16$), por lo tanto las diferencias de forma no se explican por el cambio en tamaño. El análisis de descomposición ortonormal de la varianza resultó significativo para los PCs uno, dos y tres (Tabla 4.5 y Apéndice 3), lo que indica una señal filogenética difusa en estos componentes. El GLM no encontró diferencias significativas entre las categorías en ninguno de los primeros seis PCs. El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

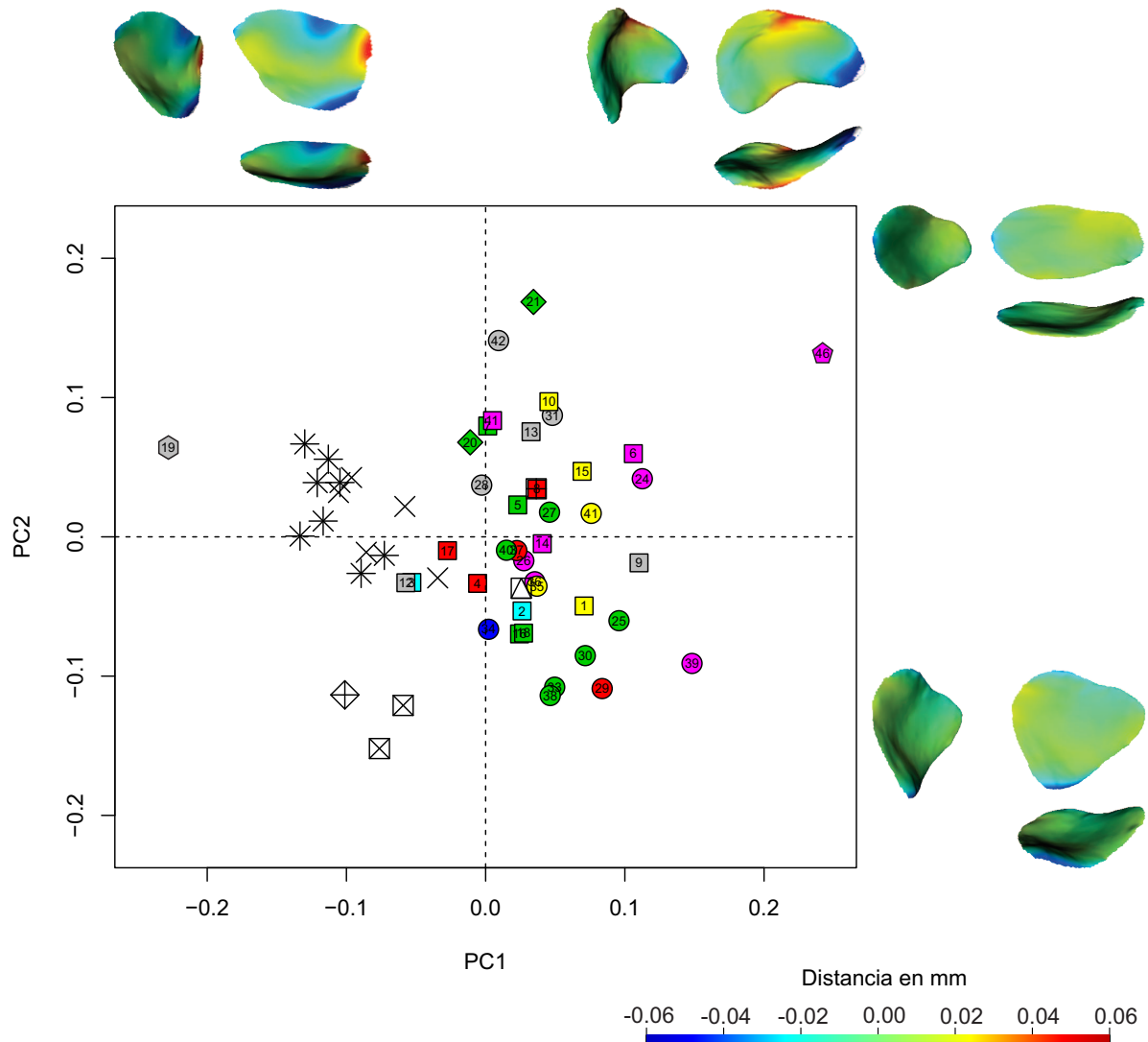


Figura 4.24. Análisis de componentes principales de la carilla articular distal del Radio. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista proximal (arriba, derecha), medial (arriba, izquierda) y posterior (abajo). Categorías locomotoras: ◆, Ambulatorio; ◆, Cavador; ◆, Cavador ocasional; ◆, Trepador; ◆, Corredor; ◆, Saltador; ◆, Nadador. Grupos vivientes: ◇, *Didelphis*; □, Rodentia; ○, Carnivora; ◊, Lagomorpha; ◇, Primates; ▽, Artiodactyla; △, Hyracoidea. Géneros extinguidos: ×, *Protypotherium*; *, *Interatherium*; ⊠, *Hegetotherium*; ⊕, *Pachyrhinos*; ⊞, *Perimys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE	
						$F_{(6,33)}$	Tukey	$F_{(6,3.889)}$ Comp. Mult.
PC1	31.718	0.929	-3.849	5.444***	10.328***	2.0167		18.236** R>A=O
PC2	22.159	0.282	-2.826	2.751**	4.421**	1.1682		15.967* R>T=C
PC3	9.799	1.605	-1.917	2.903**	2.531*	0.6968		16.738** R>A
PC4	7.929	-0.611	0.389	-1.242	-0.92	1.3647		51.629** O>A=R=S=T; C>S=R=T
PC5	6.985	-1.37	-0.977	0.808	-0.212	1.6573		43.147** S>C=R=T; O=A=N>R; O=A>R
PC6	5.378	1.761	-0.813	1.197	-0.017	1.0376		14.56* S=T>A
% V. Ac.	83.969							
R^2 esp.	0.9773							

Tabla 4.5. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular distal del radio, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; R^2 esp., coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros seis PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

ULNA

Carilla proximal

Los primeros siete componentes del PCA de la carilla proximal de la ulna (= escotadura troclear + escotadura radial) explican un $\sim 81\%$ de la varianza. En la Figura 4.25 se muestra el morfoespacio conformado por los dos primeros componentes ($\sim 43\%$).

Sobre el PC1 ($\sim 27\%$), el cambio de forma se da desde una carilla con una escotadura troclear más cerrada, un ancho lateromedial de la región distal más ancho que el de la región proximal, un proceso coronoides medial ancho y protruido anteriormente, y una escotadura radial de orientación lateral, hacia una carilla con una escotadura troclear más abierta, igual ancho lateromedial en las regiones distal y proximal, un proceso coronoides medial angosto y poco protruido anteriormente y una escotadura radial ancha de orientación anterior. Sobre el PC2 ($\sim 16\%$), el cambio de forma se da desde una carilla con un mismo ancho lateromedial en toda

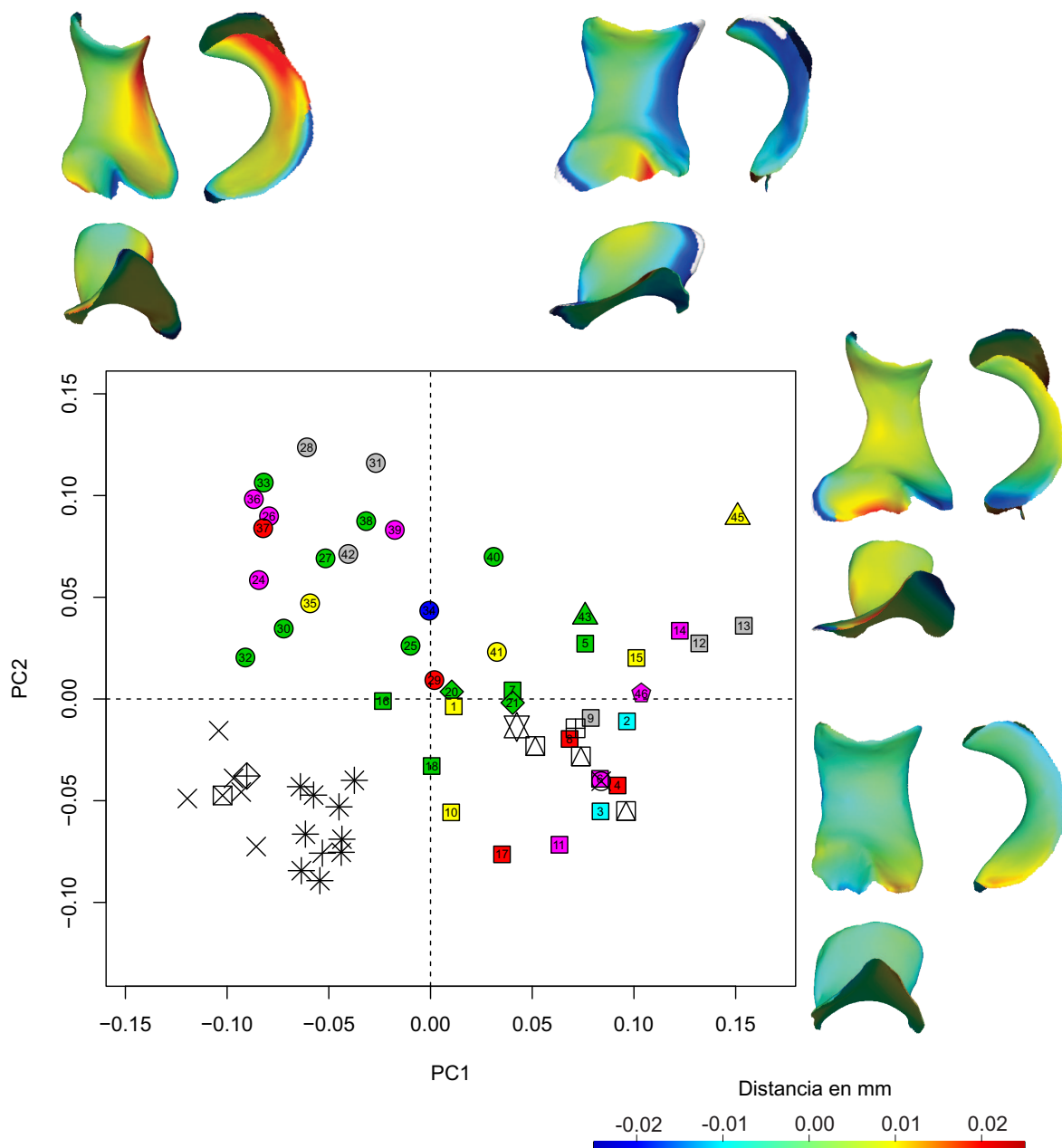


Figura 4.25. Análisis de componentes principales de la carilla proximal de la ulna. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista anterior (arriba, izquierda), medial (arriba, derecha) y distal (abajo). Categorías locomotoras: ◆, Ambulatorio; ◆, Cavador; ◆, Cavador ocasional; ◆, Trepador; ◆, Corredor; ◆, Saltador; ◆, Nadador. Grupos vivientes: \diamond , *Didelphis*; \square , *Rodentia*; \circ , *Carnivora*; \odot , *Lagomorpha*; \diamond , *Primates*; ∇ , *Artiodactyla*; \triangle , *Hyracoidea*. Géneros extinguidos: \times , *Protypotherium*; $*$, *Interatherium*; \boxtimes , *Hegetotherium*; \diamond , *Pachyrukhos*; \boxplus , *Neoreomys*; \boxtimes , *Schistomys*; \boxminus , *Perimys*; \boxtimes , *Steiromys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

su longitud, un proceso coronoides lateral no diferenciado y una escotadura radial poco cóncava, hacia una carilla con una marcada constricción lateromedial en su zona media, un proceso coronoides lateral muy protruido y una escotadura radial amplia y más cóncava.

No se observa una estructuración relacionada con las categorías, sino un fuerte arreglo filogenético. Los carnívoros ocupan principalmente el cuadrante formado por los valores negativos del PC1 y los positivos del PC2. Los primates y roedores ocupan los valores positivos del PC1 y principalmente los valores negativos del PC2. Los tipoterios ocupan el cuadrante formado por los valores negativos de ambos PCs.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico resultó significativa ($p < 0.001$). El cambio de tamaño explica el $\sim 6\%$ de la variación de la forma (Figura 4.26).

El análisis de descomposición ortonormal de la varianza resultó significativo para los PCs uno, dos, tres y cinco, indicando señal filogenética difusa (Tabla 4.6).

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE	
						$F_{(6,35)}$	Tukey	$F_{(6,5.714)}$ Comp. Mult.
PC1	27.203	19.73***	-6.659	8.964***	32.677***	0.7873		11.67* T>N
PC2	15.788	8.465***	-5.116	7.864***	18.959***	1.43		41.82*** R>C=O=N=T=A=S
PC3	13.827	0.76	-2.728	2.825**	4.12**	1.1		11.18* S>N
PC4	9.822	-0.125	-1.064	0.857	-0.071	1.48		37.51** S>C=N=T; R>C=N=T=O; A>N=T
PC5	6.058	-0.05	-2.958	2.143*	4.616**	1.04		22.08** O>C=R=T; N>C=R=T
PC6	4.335	1.485	0.022	-0.418	-0.717	1.59		50.31*** R>(C,O,N,T,A,S); C=O=T=A>N; C>S
PC7	3.648	0.932	-1.16	1.665	0.515	1.8		25.91** C>S=A=R
% V. Ac.	80.683							
$R^2 esp.$	0.9717							

Tabla 4.6. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal de la ulna, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; $R^2 esp.$, coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros siete PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

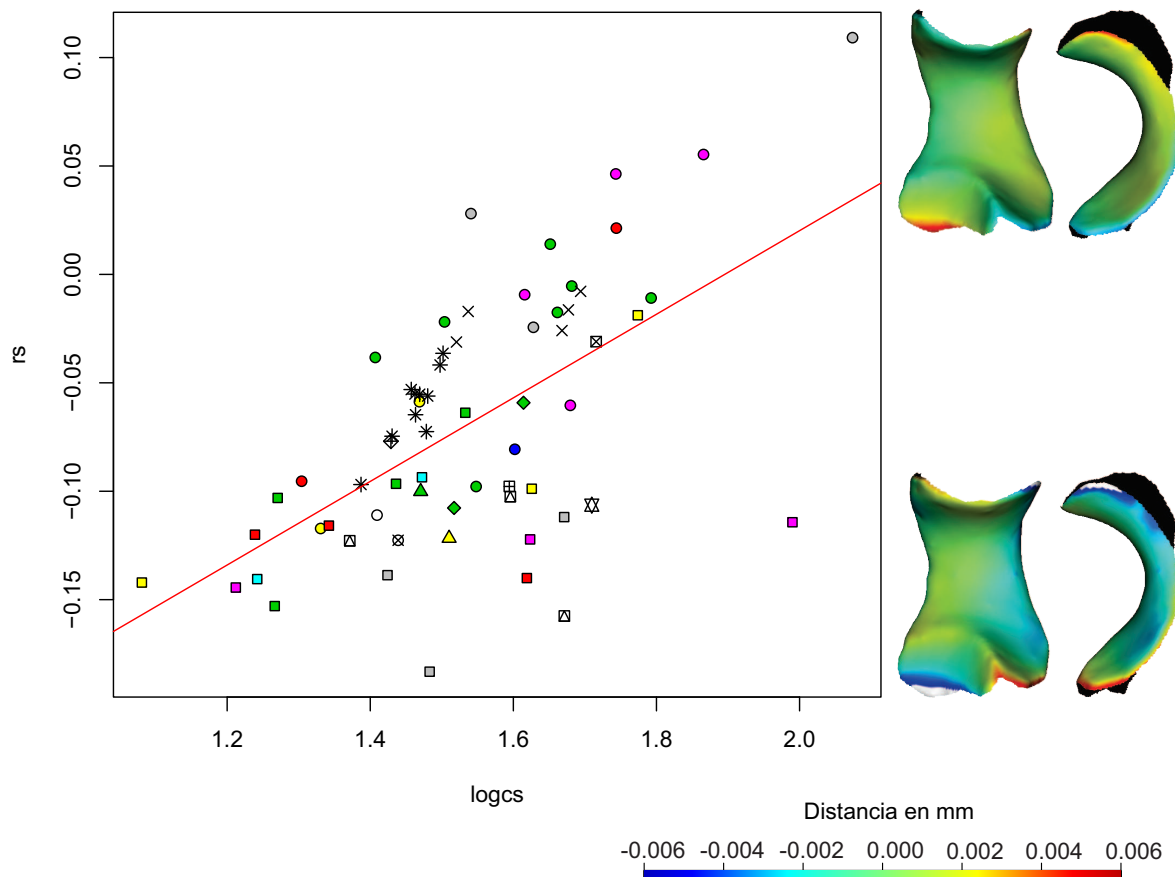


Figura 4.26. Regresión del \log_{10} del tamaño de centroide de la carilla proximal de la ulna. rs, variable de forma. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista anterior (izquierda) y medial (derecha). Categorías locomotoras: ◆, Ambulatorio; ◆, Cavador; ◆, Cavador ocasional; ◆, Trepador; ◆, Corredor; ◆, Saltador; ◆, Nadador. Grupos vivientes: , *Didelphis*; , Rodentia; , Carnivora; , Lagomorpha; , Primates; , Artiodactyla; , Hyracoidea. Géneros extinguidos: ×, *Protypotherium*; *, *Interatherium*; , *Hegetotherium*; , *Pachyrukhos*; , *Neoreomys*; , *Schistomys*; , *Perimys*; , *Steiomys*.

El PC1 presenta una dependencia particular con el nodo que incluye a los clados (Rodentia+Primates) y (Typotheria+Carnivora). El PC2 presenta una dependencia con el nodo anterior y el nodo que incluye Typotheria y Carnivora). El GLM no encuentra diferencias significativas entre las categorías de uso de sustrato. El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

FÉMUR

Carilla proximal

Los primeros seis componentes del PCA de la carilla proximal del fémur (= cabeza femoral) explican el ~83 % de la varianza. La Figura 4.27 muestra el morfoespacio conformado por los primeros dos PCs (~48 %).

Sobre el PC1 (~30 %), el cambio de forma se da desde una carilla con una contracción del borde posteroventral y un borde posterolateral expandido lateralmente, hacia una carilla con una expansión del borde posteroventral y un borde posterolateral contraído medialmente. Sobre el PC2 (~18 %), el cambio de forma se da desde una carilla deprimida en sentido proximomedial-laterodistal en los valores negativos, hacia una carilla hemisférica en el lado positivo.

Todas las categorías de uso de sustrato se encuentran muy superpuestas en todo el morfoespacio. Hay una leve tendencia de los corredores a tener valores de PC2 más negativos y los trepadores más positivos, pero no es suficiente para hacer ningún tipo de inferencia. *Interatherium* se encuentra en su propio morfoespacio en los valores extremos negativos de PC1.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico no resultó significativa ($p=0.67$). Por lo tanto, el cambio de tamaño no explica la variación de en la forma. El análisis de descomposición ortonormal de la varianza resultó significativo para señal filogenética difusa en los PCs uno, dos, cuatro, cinco y seis (Tabla 4.7 y Apéndice 3).

En el PC3 hay una señal filogenética puntual del nodo que incluye a los clados ((Rodentia+Lagomorpha) + Primates) y ((Typotheria+Artiodactyla) + Carnivora). Además, de no observarse agrupamientos a simple vista, el GLM no encuentra

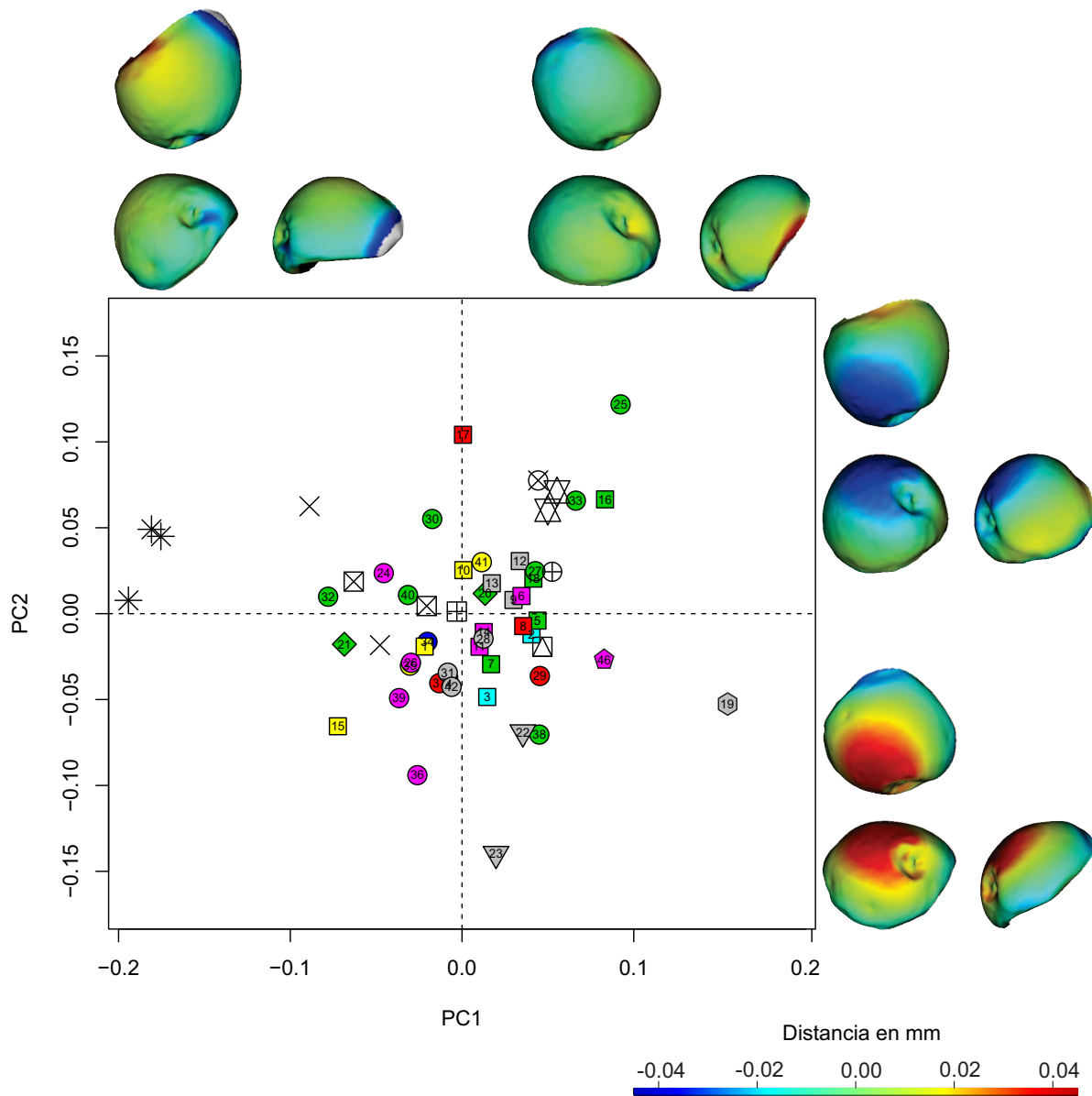


Figura 4.27. Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal del fémur. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista medial (abajo, izquierda), posterior (abajo, derecha) y proximal (arriba). Categorías locomotoras: ◆, Ambulatorio; ◆, Cavador; ◆, Cavador ocasional; ◆, Trepador; ◆, Corredor; ◆, Saltador; ◆, Nadador. Grupos vivientes: ◇, *Didelphis*; □, Rodentia; ○, Carnivora; ◊, Lagomorpha; ◇, Primates; ▽, Artiodactyla; △, Hyracoidea. Géneros extinguidos: ×, *Protypotherium*; *, *Interatherium*; ⊠, *Hegetotherium*; ⬠, *Pachyrukhos*; ⊞, *Neoreomys*; ⊕, *Eocardia*; ⊗, *Schistomys*; ⊞, *Perimys*; ⊗, *Steiomys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE	
						$F_{(6,36)}$	Tukey	$F_{(6,5,155)}$ Comp. Mult.
PC1	30.466	-1.069	-2.248	1.386	2.07*	1.03		25.48** O>C=R=S=T; A>T
PC2	17.81	0.433	-1.546	2.134*	1.025	1.42		20.65** O=C=A=R>T
PC3	12.211	2.735*	-1.418	1.281	0.584	0.92		51.99*** O>(A,R,N); C=T>A=N; R>N
PC4	9.572	0.793	-3.385	3.628***	7.742***	1.62		13.9** T>A=O
PC5	7.004	-0.069	-2.065	1.4	2.056*	1.88		79.71*** R=C>T=A; (C,O,R,T,A,S)>N
PC6	6.148	1.592	-3.662	3.197***	8.03***	1.33		9.31*
% V. Ac.	83.211							
R^2 esp.	0.9751							

Tabla 4.7. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal del fémur, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; R^2 esp., coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros seis PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

diferencias significativas entre las categorías de uso de sustrato. El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

Carilla distal

La varianza explicada por los primeros ocho componentes del PCA de la carilla distal de fémur (= cóndilo medial + cóndilo lateral) es de $\sim 81\%$. La Figura 4.28 muestra el morfoespacio conformado por los dos primeros PCs ($\sim 53\%$).

Sobre el PC1 ($\sim 43\%$), el cambio de forma se da desde carillas anchas (lateromedialmente), bajas (proximodistalmente) y cortas (anteroposteriormente) con un surco patelar corto y ancho en los valores negativos, hacia carillas angostas, altas y largas con un surco patelar largo y angosto en los valores positivos. Sobre el PC2 ($\sim 10\%$), el cambio de forma se da desde una carilla simétrica con igual desarrollo de los dos cóndilos, un surco patelar alto y levemente angosto y una amplia separación intercondilar en los valores negativos, hacia una carilla asimétrica con un cóndilo medial proyectado distal y posteriormente con su plano posterior dirigido

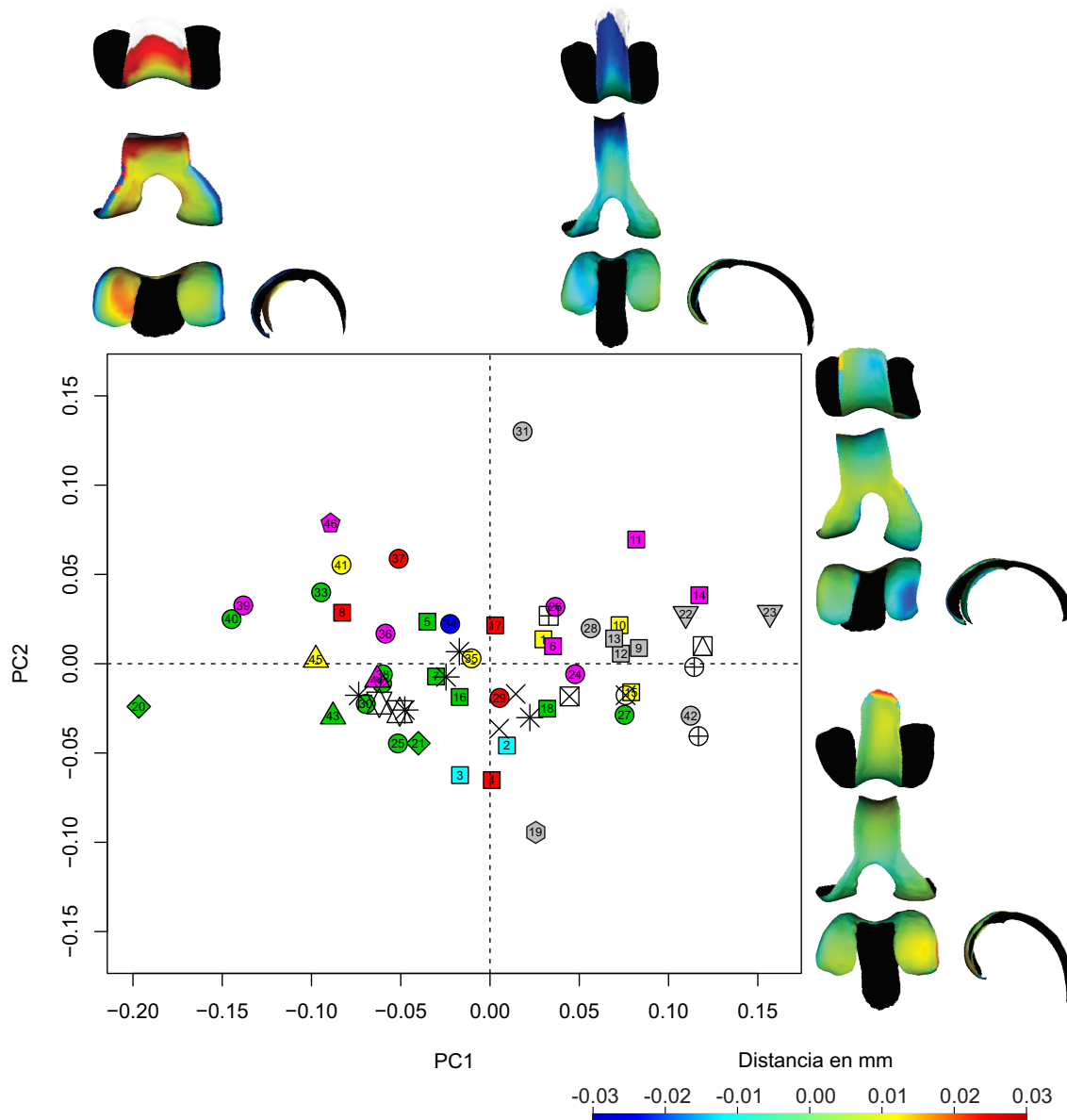


Figura 4.28. Análisis de componentes principales de la carilla articular distal del fémur. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista anterior (arriba, izquierda), distal (centro, izquierda), posterior (abajo, izquierda) y medial (derecha). Categorías locomotoras: ◆, Ambulatorio; ◆, Cavador; ◆, Cavador ocasional; ◆, Trepador; ◆, Corredor; ◆, Saltador; ◆, Nadador. Grupos vivos: ◻, *Didelphis*; ◻, Rodentia; ○, Carnivora; ◻, Lagomorpha; ◻, Primates; ▽, Artiodactyla; △, Hyracoidea. Géneros extinguidos: ×, *Protypotherium*; *, *Interatherium*; ⊠, *Hegetotherium*; ⊠, *Pachyrukhos*; ⊠, *Neoreomys*; ⊕, *Eocardia*; ⊠, *Schistomys*; ⊠, *Perimys*; ⊠, *Steiromys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

lateroposteriormente, un surco patelar bajo y levemente ancho y poca separación intercondilar.

El principal patrón que se puede reconocer es el que diferencia trepadores de corredores. Los trepadores tienen valores principalmente negativos del PC1 y los corredores tienen valores positivos. Los cavadores tienen valores principalmente negativos de PC1 y los saltadores tienen valores negativos de PC2. Los cavadores ocasionales y los ambulatorios se superponen con las demás categorías.

Entre los tipoterios, los Interatheriidae se superponen con diferentes usos de sustrato, pero no con los corredores. *Hegetotherium* tiene valores más positivo que los Interatheriidae. Entre los roedores, *Steirromys* tiene valores negativos de PC1, compartiendo el morfoespacio con trepadores y algunos ejemplares de *Interatherium*. *Neoreomys* comparte el espacio con ambulatorios, cavadores y corredores. *Schistomys* tiene valores de PC1 más positivo que los roedores anteriores (espacio de los corredores) y se ubica cerca de corredores, cavadores y trepadores. *Eocardia* y *Perimys* tienen los valores de PC1 más positivos entre los fósiles y se encuentran en el extremo de los corredores.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra la variable morfológica no resultó significativa ($p=0.28$), por lo que se considera que la morfología no depende del tamaño. El análisis de descomposición ortonormal de la varianza tuvo valores significativos para señal filogenética difusa en los seis componentes (Tabla 4.8 y Apéndice 3).

El GLM encontró una diferencia significativa entre las categorías sobre el PC1 y la prueba de Diferencia Significativa Honesta de Tukey mostró las diferencias se dan entre los corredores (con mayores valores de PC1) y los trepadores (con menores valores de PC1). El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE		
						$F_{(6,39)}$	Tukey	$F_{(6,6.075)}$	Comp. Mult.
PC1	42.788	0.616	-4.258	5.479***	12.13***	3.88**	R>T	20.95***	C=T>R; T>A
PC2	10.475	0.389	-2.509	2.934**	3.383*	2.06		32.93***	O>A; T>A=R
PC3	6.877	1.474	-3.235	3.427**	6.123**	0.49		35.7***	A>(C,O,R,T,S); N>(C,O,R,T)
PC4	5.345	1.195	-2.771	2.389*	3.883*	0.74		6.17*	
PC5	4.88	1.201	-1.968	2.138*	2.065*	1.03		24.88***	(C,O,R,T,A,S)>N; R>A
PC6	4.312	0.358	-2.05	2.8**	2.393*	1.11		35.4***	C=R>O=T=A=N
PC7	3.637	0.197	-0.959	0.7	-0.308	1.33		34.06***	S>A; (C,O,N,T,A,S)>R
PC8	2.715	1.781	-2.011	1.629	1.952	1.28		19.69***	O=T>A=R
% V. Ac.	81.029								
$R^2 esp.$	0.9844								

Tabla 4.8. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular distal del fémur, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; $R^2 esp.$, coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros ocho PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

TIBIA

Carilla proximal

Los primeros ocho componentes del PCA de la carilla proximal de la tibia (= cóndilo medial + cóndilo lateral) explican un $\sim 79\%$ de la varianza. El morfoespacio conformado por los dos primeros componentes ($\sim 42\%$) se muestra en la Figura 4.29.

Sobre el PC1 ($\sim 31\%$), el cambio de forma se da desde dos cóndilos largos anteroposteriormente y un cóndilo lateral cóncavo lateromedialmente con un tubérculo intercondilar lateral muy protruido, hacia dos cóndilos cortos anteroposteriormente y un cóndilo lateral plano lateromedialmente con un tubérculo intercondilar lateral poco protruido. Sobre el PC2 ($\sim 11\%$), registra un cambio de forma muy similar al del PC1 pero en sentido inverso.

No se observa un evidente arreglo relacionado con las categorías, pero hay una tendencia de los trepadores a tener valores más negativos del PC2 y de los corredores a tener valores más positivos de este PC. A pesar de esta diferencia, el resto de las categorías están muy superpuestas. Todos los tipoterios y *Steiromys* tienen valores más negativos del PC2 y el resto de los roedores fósiles tiene valores más positivos.

La regresión del logaritmo del tamaño de centroide contra el cambio morfológico resultó no significativa ($p=0.07$), por lo que se deduce que el cambio en la forma no está influenciado por el cambio de tamaño. El análisis de descomposición ortonormal de la varianza resultó significativo para los PCs uno, dos, tres y cuatro, indicando señal filogenética difusa (Tabla 4.9 y Apéndice 3).

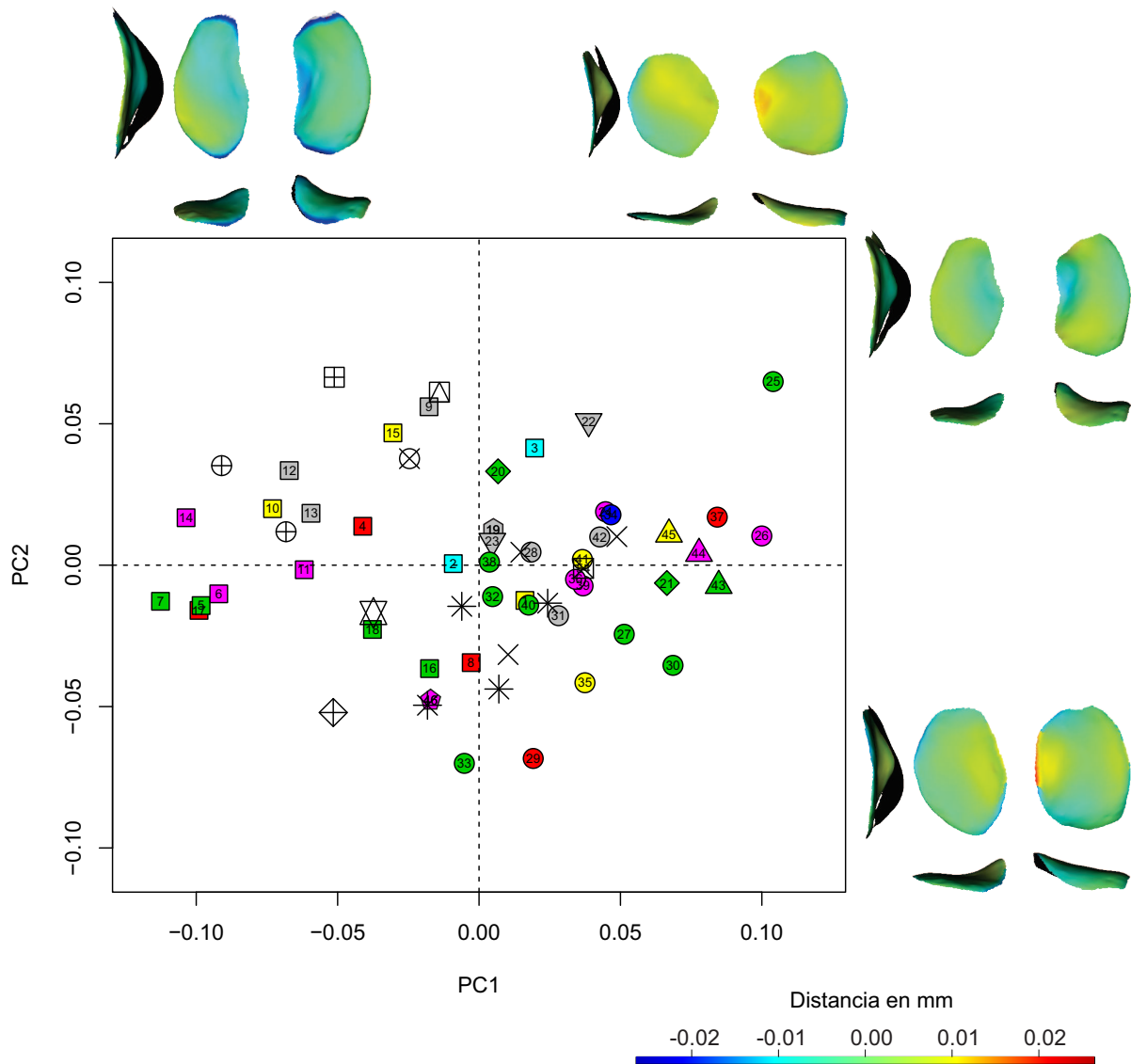


Figura 4.29. Análisis de componentes principales de la carilla articular proximal de la tibia. Cambios morfológicos: Carilla articular derecha en vista proximal (arriba, derecha), medial (arriba, izquierda) y posterior (abajo). Categorías locomotoras: ●, Ambulatorio; ●, Cavador; ●, Cavador ocasional; ●, Trepador; ●, Corredor; ●, Saltador; ●, Nadador. Grupos vivientes: \diamond , *Didelphis*; \square , Rodentia; \circ , Carnivora; \odot , Lagomorpha; \diamond , Primates; ∇ , Artiodactyla; \triangle , Hyracoidea. Géneros extinguidos: \times , *Protypotherium*; $*$, *Interatherium*; \boxtimes , *Hegetotherium*; \boxplus , *Neoreomys*; \oplus , *Eocardia*; \boxtimes , *Schistomys*; \boxplus , *Perimys*; \boxtimes , *Steiromys*. Referencias para especies actuales en Apéndice 1.

PC	% Var	R^2Max	SkR^2k	$Dmax$	SCE	GLM	GEE		
						$F_{(6,39)}$	Tukey	$F_{(6,6.075)}$	Comp. Mult.
PC1	30.955	12.287***	-5.446	7.365***	20.986***	0.15		7.75*	A=T>S
PC2	10.605	-0.389	-1.896	2.28*	1.548	1.7		52.8***	(C=O=S=T=A)>N; (C=O=T=A)>R
PC3	8.706	2.134*	-4.119	4.301***	10.917***	2.57*	R>C=T	24.25***	C>A; C=O=S=T>R
PC4	7.992	1.158	-2.036	2.736**	2.311*	0.98		24.5***	C>T=A; S>(C,O,R,T,A,N)
PC5	7.305	0.38	-0.479	0.206	-0.612	0.96		38.72***	C=O=S>R; (C=O=T=A=S)>N
PC6	4.99	1.061	-1.83	1.038	1.069	1.16		19.99***	O=T>N
PC7	4.75	-0.199	1.045	-0.967	0.011	1.32		22.17***	O>A=R=T
PC8	3.397	-0.939	1.259	-1.459	0.183	0.58		25.05***	O=S=T>N; S=T>R
% V. Ac.	78.7								
$R^2 esp.$	0.9689								

Tabla 4.9. Componentes principales explorados para el PCA de la carilla articular proximal de la tibia, varianzas explicadas, descomposición ortonormal de la varianza, diferencias entre categorías locomotoras con y sin corrección filogenética y correlación entre espacio reducido y espacio de forma completo. **PC**, componente principal; **% Var**, porcentaje de varianza explicada por cada PC; **% V. Ac.**, porcentaje de varianza explicada acumulada; R^2Max , coeficiente ortonormal cuadrado máximo; SkR^2k , distribución de la varianza de los coeficientes ortonormales a través del árbol; $Dmax$, ortograma acumulado máximo; SCE , variación local promedio del ortograma; **GLM** (gp, res), modelo lineal generalizado; **GEE** (gp, fil-res), ecuación de estimación generalizada. Grados de libertad: gp, grupos; res, residuos; fil-res, residuos corregidos por la filogenia. F , parámetro estadístico F de Fisher; **Tukey**, prueba de la diferencia significativa honesta de Tukey; **Comp. Mult.**, comparaciones múltiples; $R^2 esp.$, coeficiente de determinación entre el espacio reducido (primeros ocho PCs) y el espacio de forma completo. Categorías: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio; * significativo al nivel de 0.05; ** significativo al nivel de 0.01; *** significativo al nivel de 0.001.

En el PC1 hay señal filogenética puntual del nodo que incluye a los clados ((Rodentia+Lagomorpha)+Primates) y ((Typotheria+Artiodactyla)+Carnivora). El PC3 posee una dependencia particular con el nodo que incluye a Metatheria y Eutheria. El GLM encontró diferencias significativas entre las categorías de uso de sustrato para el PC3, y la prueba de Diferencia Significativa Honesta de Tukey mostró que esas diferencias se dan entre los corredores por un lado y los cavadores y los trepadores por el otro. Sin embargo, la exploración visual de este PC no sirvió para hacer interpretaciones. El GEE encontró diferencias significativas entre los diferentes grupos en los seis PCs.

4.3.4. Síntesis de resultados cuantitativos

En la tabla 4.10 se resumen los resultados de todos los análisis de componentes principales realizados. En esta tabla se muestra, para cada género extinguido, la categoría (o categorías) inferida en cada análisis. Se consideró que un espécimen pertenece a una categoría determinada cuando está incluido en su envolvente convexa (i. e. polígono que contiene todos los puntos de una categoría conformada por los organismos actuales). La categoría identificada con más frecuencia en los análisis se consideró la categoría principal de cada género extinguido y la segunda en frecuencia se consideró la secundaria.

PCA	<i>Protypotherium</i>	<i>Interatherium</i>	<i>Hegetotherium</i>	<i>Pachyrukhos</i>	<i>Neoreomys</i>	<i>Eocardia</i>	<i>Schistomys</i>	<i>Perimys</i>	<i>Steiromys</i>
E	—	T	—	—	R/O/A	—	—	C/O/T/A	—
HP	R/A	A/O/T/R	R/A	R	—	R/A	—	—	T
HD	R/A/O	A/O/T/N	R	R	O/A	O/A	O/A	O/A	T/O
RP	—	T	T/A	—	O/A	O/A	O/A	O/A	T/A
RD	R	R	—	—	R/A/T/C	—	—	C/T	—
UP	—	—	—	—	A	—	C/A	A/C	A/O/C
FP	T	—	A/T	—	A/T/C	T	T	A/T	T
FD	T	T/A/O/C	R/T	—	A/R/O	R	R	R	T
TP	T/A/O/C/R	T/A/O/C/R	A/T/O/C/R	—	—	A	R/O	—	T/A/C
Prin.	R	T	A/T/R	R	A	A	A/O	A	T
Sec.	A/T	A/O	O/C	—	O	R/O	R	O/C/T	A

Tabla 4.10. Resumen de los resultados ecomorfológicos basados en los diferentes análisis de componentes principales. Análisis de componentes principales (PCA): **E**, carilla articular de escápula; **HP**, carilla articular proximal del húmero; **HD**, carilla articular distal del húmero; **RP**, carilla articular proximal del radio; **RD**, carilla articular distal del radio; **UP**, carilla articular proximal de la ulna; **FP**, carilla articular proximal del fémur; **FD**, carilla articular distal del fémur; **TP**, carilla articular proximal de la tibia. **Prin.**, uso de sustrato principal; **Sec.**, uso de sustrato secundario. Categorías de uso de sustrato: **C**, cavador; **O**, cavador ocasional; **N**, nadador; **T**, trepador; **R**, corredor; **A**, ambulatorio.

Typotheria

Protypotherium se incluye principalmente como corredor y en menor medida como ambulatorio y trepador. El principal uso de sustrato de *Interatherium* es el de trepador y secundariamente ambulatorio y cavador ocasional. *Hegetotherium* tiene igual frecuencia para ambulatorio, trepador y corredor, con las categorías de cavador y cavador ocasional como secundarias. *Pachyrukhos* fue clasificado solo como corredor.

Caviomorpha

Neoreomys es clasificado como ambulatorio y secundariamente como cavador ocasional. *Eocardia* también es clasificado principalmente como ambulatorio y en menor medida como corredor y cavador ocasional. *Schistomys* tuvo igual frecuencia para las categorías de ambulatorio y cavador ocasional, secundariamente corredor. La mayor frecuencia de uso de sustrato para *Perimys* es la de ambulatorio, con las categorías de cavador, cavador ocasional y trepador como secundarias. El principal uso de sustrato para *Steiomys* es el de trepador y secundariamente ambulatorio.

Capítulo 5

Discusión

5.1. Morfología funcional y uso de sustrato

Como ya se mencionó en la secciones 1 y 3, el protocolo básico propuesto para estudios paleobiológicos se basa en tres atributos para cada taxón: el tamaño corporal, la dieta y el uso de sustrato (Vizcaíno *et al.*, 2008, 2016). En esta tesis se propuso realizar un aporte morfofuncional y ecomorfológico en uno de estos tres pilares, el uso de sustrato, para comprender mejor la paleobiología de los roedores caviomorfos y tipoterios de una fauna del Mioceno temprano de Patagonia (Formación Santa Cruz, edad Santacrucense). Para esto se estudió la morfología del esqueleto apendicular de estos taxones desde un punto de vista cuantitativo, con morfometría geométrica, y otro cualitativo, basado en la morfología funcional. La relación entre forma y función ha sido utilizada por muchos autores para tratar de elucidar la significancia paleobiológica de la morfología postcraneal (e. g. Vizcaino *et al.*, 1999; Argot, 2001, 2002; Vizcaíno *et al.*, 2011; Elissamburu, 2004; Rose y Chinnery, 2004; Shockey y Flynn, 2007; Candela y Picasso, 2008; Croft y Anderson, 2008; Abello y Candela, 2010; Ercoli *et al.*, 2012; Toledo *et al.*, 2013, 2015).

Al inferir las funciones a partir de la forma del esqueleto apendicular no solo se debe considerar la locomoción, sino también otras características comportamentales como la búsqueda de alimento, la evasión de depredadores y la construcción de refugios (Oxnard, 1983), así como la interacción entre individuos de la misma especie (cópula, agresión, acicalamiento, transporte de crías, etc.) y las acciones realizadas sobre el propio individuo (*idiomotions* en inglés), como el autoacicalamiento (Vizcaíno

et al., 2016). Por esta razón, en la categorización de la muestra de comparación de esta tesis se contempló la actividad de “cavar” como un uso de sustrato además de los tipos de locomoción (trepador, nadador, corredor y ambulatorio).

Dado que la relación causal entre forma y función parece no darse entre elementos primarios de función y elementos primarios de la forma, sino que cada función particular puede ser asociada causalmente con más de un rasgo, y que cada rasgo está influenciado por el efecto de más de una función, la asociación entre rasgo y función es mucho más compleja que una simple relación uno a uno (Oxnard, 1983). Por esta razón, muchas de las interpretaciones sobre el uso de sustrato a partir del estudio de la morfología de los huesos, así como de las funciones que esta morfología permitiría o limitaría, no son unívocas. Existen múltiples factores que influyen en la morfología y, a su vez, una forma determinada puede servir para múltiples funciones. Rudwick (1964) propuso la utilización del término “paradigma” para referirse a la forma que sería capaz de realizar una función con una máxima eficiencia bajo las limitaciones impuestas por la naturaleza de los materiales. De esta manera, se puede pensar, por ejemplo, en la protrusión de la cresta deltoidea del húmero, zona de inserción del *deltoideus* y del *pectoralis major*, como un rasgo necesario para aumentar el brazo de momento de estos dos músculos para la rotación del húmero. Esto implica una ventaja en dos funciones, rotación interna por parte del *pectoralis major* (mayor cuando la protrusión es puramente anterior) y rotación externa por parte del *spinodeltoideus* (mayor cuando la protrusión es puramente lateral). Con respecto a estas cuestiones, Rudwick (1964) agregó que una semejanza entre la morfología relevada y el “paradigma” propuesto podría interpretarse como una adaptación para esa función. El mismo autor señaló que si, en cambio, como en el caso de ejemplo, la morfología se asemeja al “paradigma” de dos funciones diferentes, podría no ser posible discernir entre ellas. Entre las interpretaciones posibles que planteó Rudwick (1964), el rasgo del ejemplo podría representar desde una forma ineficiente para una de las funciones, hasta el mejor compromiso entre las dos funciones. Casos similares a este se encuentran una y otra vez en el desarrollo de este tipo de análisis, no pudiendo hacerse siempre una única interpretación.

Una relación similar a la expuesta acerca de la relación entre forma y función se da entre función y facultad, dado que una misma función puede representar una ventaja

para diferentes facultades. De esta manera, obtener una interpretación unívoca acerca del uso de sustrato a partir de la forma del esqueleto apendicular es poco probable. Por lo tanto, en este tipo de estudios se trata de encontrar una interpretación mediante la combinación de facultades inferidas a partir de múltiples rasgos de los diferentes huesos del miembro anterior y posterior. Se asume que si la combinación de rasgos estudiados tiene características que pueden ser asociadas a uno o más usos de sustrato, indicaría una mayor frecuencia o importancia de esa actividad en la vida del animal. Por esta razón, aun reconociendo que casi todos los mamíferos tienen la capacidad de correr o cavar, aquellos que tuviesen rasgos que proporcionaran una ventaja mecánica, serían más eficientes al realizar estas actividades o las realizarían en mayor proporción al resto de las actividades que aquellos que no los tuvieran.

5.2. Morfometría geométrica 3D de carillas articulares

En los estudios ecomorfológicos o morfofuncionales es muy importante estudiar las carillas articulares, dado que aportan información acerca del tipo y cantidad de movimiento entre dos o más huesos. La cuantificación de este tipo de estructuras no es sencilla porque se trata de superficies a veces complejas, con pocos puntos anatómicos reconocibles. Las medidas lineares pueden resultar demasiado simples para reflejar la variación en estas superficies y la morfometría geométrica en 2D solo puede relevar los cambios en la curvatura de un contorno en un plano. La morfometría geométrica 3D permite distinguir los cambios de curvatura de toda la superficie en las tres dimensiones. Estos estudios comenzaron a realizarse hace relativamente poco y hay escasos análisis específicos de las carillas articulares con esta metodología (Drapeau, 2008; Harcourt-Smith *et al.*, 2008; Tallman *et al.*, 2013; Rein *et al.*, 2015). Muchos trabajos de morfometría geométrica en 3D que incluyen carillas articulares no relevan toda la superficie de la carilla y, además, ésta se combina con la morfología del resto de la epífisis, incluyendo tuberosidades y epicóndilos (Harmon, 2007; Turley *et al.*, 2011; Arias-Martorell *et al.*, 2012; Lague, 2014).

En esta tesis se estudió cada carilla articular por separado (e. g. un análisis morfogeométrico en 3D para la carilla proximal del húmero y otro para la carilla distal) para tratar de encontrar patrones de variación morfológica en relación al uso de

sustrato. Rein *et al.* (2015) realizaron un análisis de las dos carillas articulares proximal (incluyendo escotadura troclear y radial) y distal de la ulna tomadas en conjunto para estudiar la locomoción en primates. Este tipo de aproximación refleja principalmente tamaños relativos entre carillas y no cambios morfológicos entre las carillas como los reflejados en esta tesis.

Otro punto novedoso de esta tesis es la elección del número de *semilandmarks* de superficie para cubrir la carilla en estudio. En este tipo de trabajos, la cantidad de *semilandmarks* a utilizar se elige visualmente en relación con la superficie a cubrir. En el esquema aquí propuesto se eligió el mínimo número de *semilandmarks* con el que se obtiene la mayor correlación entre el morfoespacio conseguido y los morfoespacios que se consiguen en análisis sucesivos inmediatos con más *semilandmarks*. Así, se minimizan los errores que aumentan con el aumento del número de puntos, como el posicionamiento erróneo al aplicar el parche automáticamente en las diferentes superficies y las diferencias dependientes del método de deslizado (energía de deformación Vs. distancias de Procrustes).

A pesar de que los análisis realizados en esta tesis muestran mucha superposición entre las categorías de uso de sustrato en el morfoespacio y un fuerte arreglo filogenético, algunas carillas resultaron ser ecomorfológicamente mucho más informativas que otras. Las carillas articulares con mejor resolución ecomorfológica fueron la de la escápula, las dos carillas de húmero, la carilla proximal de radio y la distal del fémur.

En todos los casos se detectó una señal filogenética difusa. Esto quiere decir que hay una cierta dependencia de la morfología con la estructura filogenética, pero no está restringida a algún nodo en particular sino que se distribuye entre muchos nodos. Además de esta señal difusa, en muchos casos también se detectó una dependencia filogenética en nodos particulares (con excepción de los análisis de radio distal y el fémur distal). Los nodos más estrechamente relacionados con esta señal puntual son el que incluye ((Rodentia+Lagomorpha)+Primates) y ((Typotheria+Artiodactyla)+Carnivora) y el que incluye (Typotheria+Artiodactyla)+Carnivora. Esta fuerte presencia de señal filogenética opaca las posibles interpretaciones ecomorfológicas.

En el caso de la carilla proximal de la ulna, se encontró una fuerte señal filogenética

que podría resultar de utilidad para diferenciar a los tipoterios de roedores con material postcraneal y debería ser considerada una significativa fuente de información para estudios filogenéticos.

5.3. Consistencia entre los análisis de esta tesis

Los resultados de los análisis cualitativos y cuantitativos son coincidentes en su mayoría, aunque se constatan ciertas inconsistencias. Contar con resultados de dos aproximaciones distintas (cualitativa de los huesos completos y cuantitativa de las carillas articulares) es beneficioso pues aportan evidencias, aunque no totalmente independientes, desde más de un enfoque. Esta contribución basada en diferentes metodologías ayuda a hacer inferencias paleobiológicas más robustas.

Como resultado de los análisis ecomorfológicos, se obtuvo una asociación entre la forma de un rasgo y una facultad (representada por un uso de sustrato). Este tipo de resultado es adecuado para realizar una caracterización ecológica de los mamíferos estudiados, pero resulta insatisfactorio para explicar la relación entre la morfología y el uso de sustrato, dado que se pasa por alto la “función”. Esta relación se trata de explicar mediante la morfología funcional, en la cual las interpretaciones se realizan mediante una cadena de razonamientos que incluye observar y describir la morfología, inferir una función y generar hipótesis acerca de la facultad (además de especular posteriormente acerca del rol biológico de esa facultad; Vizcaíno *et al.*, 2016). Como se señaló en la sección 1.2.3, la función es la conexión explicativa entre la forma y la facultad. De esta manera se obtendría una apropiada interpretación de la relación subyacente entre forma y facultad.

Considerando que las facultades inferidas en el análisis cualitativo están basadas en interpretaciones biomecánicas y no solo en el parecido de los rasgos, como en el caso ecomorfológico, al unificar las interpretaciones acerca del uso de sustrato obtenidas mediante ambos análisis (cualitativo y cuantitativo) se priorizaron aquellas derivadas del análisis morfofuncional. Los resultados ecomorfológicos de esta tesis son una aproximación exploratoria que complementa las interpretaciones realizadas a través del análisis morfofuncional. A continuación se recapitulan sintéticamente los resultados cualitativos y cuantitativos y se realiza una interpretación de uso de

sustrato para cada género, integrando toda la información obtenida.

Typtotheria

En el caso de *Prototyptotherium*, los resultados son consistentes. El análisis cualitativo permitió hacer inferencias que lo determinan como un animal ambulatorio con tendencia a corredor (zancada amplia, rápida extensión del antebrazo, rápida y potente flexión del fémur, potente flexión de la rodilla, potente extensión del fémur y de la rodilla, y complejo tibia-fíbula moderadamente rígido), con posibilidades de trepar (fuerte flexión de la mano y del antebrazo, moderada capacidad de pronación/supinación, y liberación del radio en el soporte del peso). En el análisis cuantitativo se lo clasificó primariamente como un corredor y secundariamente como ambulatorio/trepador. **La interpretación resultante para *Prototyptotherium* es la de un mamífero ambulatorio, con buenas habilidades corredoras y probablemente capacidad para trepar.**

Para *Interatherium* se infirió un hábito trepador (escápula preparada para resistir múltiples esfuerzos, amplia movilidad gleno-humeral, fuerte flexión de la mano y del antebrazo, buena capacidad de pronación/supinación, liberación del radio en el soporte del peso, ulna evidenciando la acción combinada de la musculatura flexora y extensora, probablemente una fuerte flexión ventral e inversión del pie), secundariamente cavador ocasional (fuerte flexión de la mano y fuerte extensión del antebrazo), tanto en el análisis cualitativo como en el cuantitativo, agregándose en el último el hábito secundario ambulatorio. **La interpretación resultante para *Interatherium* es la de trepador, con buenas habilidades cavadoras.**

Desde el punto de vista cualitativo, *Hegetotherium* habría sido un corredor (zancada amplia, articulación gleno-humeral restringida al plano parasagital, fuerte extensión del antebrazo completa y estabilizada, articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento) con tendencia a cavador ocasional (fuerte flexión en la mano y fuerte extensión del antebrazo). En el análisis cuantitativo los resultados son más variables, con un uso de sustrato principal de tipo ambulatorio/trepador/corredor y secundario de cavador/cavador ocasional. Este caso, sin una clara asociación con ninguna facultad en el análisis cuantitativo, se interpretó como evidencia de un hábito ambulatorio,

en el que no hay una especialización marcada para ningún uso de sustrato. **La interpretación resultante para *Hegetotherium* es la de un mamífero ambulatorio, con buenas habilidades corredoras y cavadoras.**

Pachyrukhos es considerado desde todo punto de vista como un corredor (zancada amplia, articulación gleno-humeral restringida al plano parasagital, extensión del antebrazo completa y estabilizada, articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento, extensión relativamente rápida del antebrazo, rápida flexión del fémur, potente extensión del fémur y flexión de la rodilla, articulación del tobillo restringida al plano parasagital, y complejo tibia-fíbula fusionado). Esto podría indicar una gran especialización en el uso de sustrato que acota la probabilidad de inferir hábitos diferentes. Sin embargo, debe considerarse que presenta una morfología muy particular y que en la mayoría de los análisis de componentes principales se ubicó en un morfoespacio diferente al de la muestra actual de referencia. **La interpretación resultante para *Pachyrukhos* es la de un corredor.**

Caviomorpha

Cualitativamente, *Neoreomys* habría sido ambulatorio con grandes capacidades para correr (extensión del antebrazo completa y estabilizada, articulación del codo muy estabilizada resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento, fuerte de flexión del fémur y de la rodilla, fuerte extensión de la rodilla). El análisis cuantitativo dio como resultado un hábito primariamente ambulatorio y secundariamente un hábito cavador ocasional. **La interpretación resultante para *Neoreomys* es la de un mamífero ambulatorio con buenas habilidades corredoras.**

Para *Eocardia* se infirió un hábito primariamente corredor desde un punto de vista cualitativo (zancada amplia, articulación gleno-humeral restringida al plano parasagital, extensión del antebrazo completa y estabilizada, articulación del codo estabilizada y optimizada para movimientos parasagiales, articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento, extensión rápida del antebrazo, potente extensión del fémur, potente flexión del fémur y muy potente extensión de la rodilla, y articulación del tobillo

restringida al plano parasagital), y ambulatorio, secundariamente corredor/cavador ocasional, desde un punto de vista cuantitativo. El hábito corredor es el único resultado coincidente para los análisis llevados a cabo. Probablemente, el resultado que señala un hábito ambulatorio y cavador ocasional en los PCAs refleje una morfología de sus carillas articulares sin marcadas especializaciones para correr. Sin embargo, las características relevadas en el análisis cualitativo son suficientes para considerarlo un corredor. Por lo tanto **la interpretación resultante para *Eocardia* es la de corredor.**

En el caso de *Schistomys*, a partir del análisis cualitativo se infirió que habría sido un corredor (extensión del antebrazo completa y estabilizada, articulación del codo estabilizada y optimizada para movimientos parasagitales, articulación del codo muy congruente, resistente a fuerzas mediolaterales y con una restricción parasagital en el movimiento, probablemente una buena capacidad de flexión del fémur, muy potente extensión de la rodilla, y articulación del tobillo restringida al plano parasagital). En el análisis cuantitativo se lo clasifica como ambulatorio/cavador ocasional y secundariamente como corredor. La interpretación en este caso es equivalente a la realizada para *Eocardia*. Así, **la interpretación resultante para *Schistomys* también es la de corredor.**

Para *Perimys* se infirió un hábito cavador (articulación del hombro muy estable, fuerte rotación externa del húmero, articulación radial-carpal rígida, fuerte extensión del antebrazo) a partir del análisis cualitativo, mientras que el análisis cuantitativo dio como resultado un hábito ambulatorio, secundariamente cavador/cavador ocasional y trepador. El hábito cavador obtenido como resultado de los dos análisis sería el más importante, mientras el hábito trepador obtenido como secundario en los PCAs no concuerda con las inferencias basadas en el análisis cualitativo. **La interpretación resultante para *Perimys* es la de un cavador.**

Para *Steiomys* los resultados son compatibles con un hábito trepador (articulación gleno-humeral muy amplia, fuerte flexión del antebrazo, fuerte rotación interna del húmero y por consiguiente una fuerte aducción del antebrazo, fuerte supinación del antebrazo y por lo tanto capacidad de orientar medialmente el lado palmar de la pata delantera, fuerte flexión de la mano, extensión incompleta y cierta movilidad lateromedial del antebrazo, probablemente una gran capacidad de rotación lateral

del fémur, muy poderosa aducción y potente extensión del miembro posterior y flexión de la rodilla, capacidad de movimientos laterales en la articulación del tobillo, probablemente una fuerte flexión ventral e inversión del pie), y secundariamente un hábito ambulatorio en el análisis cuantitativo. En este contexto, el resultado que indica un hábito ambulatorio estaría relacionado con el hecho de que muchos de los rasgos asociados con el hábito trepador están presentes en mamíferos generalizados (Candela y Picasso, 2008). **La interpretación resultante para *Steiromys* es la de un trepador.**

5.4. Otras interpretaciones de los taxones de estudio

Las primeras interpretaciones sobre la paleobiología de los tipoterios santacrucenses fueron realizadas por Sinclair (1909), quien indicó que los dos tipos de pie que presentan los tipoterios son semejantes a los miembros paraxónicos y mesaxónicos de los Artiodactyla y Perissodactyla. Este autor postuló que *Pachyrukhos* habría sido un saltador, basándose en la mayor longitud y fortaleza del miembro posterior y los dígitos internos del pie, la mayor longitud de la tibia con respecto a la del fémur y la similitud estructural con las liebres. En base a los resultados obtenidos en esta tesis no se puede descartar la hipótesis de saltador, ya que se infieren movimientos ágiles que son utilizados al correr y al saltar. Sinclair (1909) también postuló que por las numerosas similitudes estructurales entre *Pachyrukhos* y *Hegetotherium* se puede inferir que éste último habría sido saltador. De acuerdo con los resultados de esta tesis, se considera que es poco probable que *Hegetotherium* fuese saltador, dado que presenta características de mamífero ambulatorio. Sinclair (1909) señaló la morfología profunda y angosta de la tróclea astragalar y el hábito cursorial para *Protypotherium* e *Interatherium*. Sin embargo, además de la tróclea profunda característica de las especies corredoras, estos dos géneros tienen muchos otros rasgos de mamíferos ambulatorios (como se detalló previamente) y, aunque en el caso de *Protypotherium* los resultados de esta tesis indicarían capacidad para correr, en *Interatherium* serían compatibles con la habilidad de trepar.

Elissamburu (2004) realizó un estudio morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular del tipoterio *Paedotherium* (Mioceno tardío-Plioceno temprano), de la familia Hegetotheriidae, e hizo comparaciones entre este tipoterio y los

cuatro géneros santacruceses. La autora propuso un hábito cavador ocasional para *Protypotherium* y *Pachyrukhos* y un hábito cavador para *Interatherium* y *Hegetotherium*. A su vez, señaló también un hábito cursorial para *Protypotherium* y *Pachyrukhos*. Los resultados obtenidos en esta tesis apoyan la mayor capacidad para correr inferida para estos últimos dos géneros. Con respecto al hábito cavador, si bien los presentes resultados no coinciden con los de Elissamburu (2004), los géneros para los que esta autora interpreta mayores capacidades para cavar, *Interatherium* y *Hegetotherium*, son interpretados en esta tesis como cavadores ocasionales.

Croft y Anderson (2008) realizaron un estudio del esqueleto locomotor de *Protypotherium* que incluyó interpretaciones cualitativas y cuantitativas. Cualitativamente, realizaron observaciones radicalmente diferentes a las expuestas en esta tesis. Estos autores identificaron un capítulo aplanado y una escotadura radial muy pronunciada que interpretaron como indicador de poca capacidad de pronación/supinación. Esto contrasta con las observaciones presentadas aquí de un capítulo hemisférico y una buena capacidad de pronación/supinación inferida. Además, Croft y Anderson (2008)) observaron un trocánter menor dirigido posteriormente que interpretaron como más ventajoso para la flexión parasagital que para la abducción. Esto contrasta con las presentes observaciones de un trocánter menor orientado medialmente y la buena capacidad de rotación externa de fémur inferida. Los resultados cuantitativos de estos autores sugieren un modo de vida arborícola o fosorial, que se interpreta como un efecto filogenético dado por ancestros fosoriales. A partir de las observaciones cualitativas, Croft y Anderson (2008) concluyen para *Protypotherium* un hábito locomotor generalizado tendiente a la cursorialidad, señalando que la mayoría de los brazos de momento favorecen la velocidad sobre la fuerza. Este resultado final es concordante con el propuesto en esta tesis, al que se le suma la probable habilidad para trepar.

Con respecto a los roedores, Candela y Picasso (2008) realizaron un estudio morfofuncional de *Steinomys*. Estas autoras concluyen que *Steinomys duplicatus* habría tenido habilidad para la sujeción y la capacidad de trepar, aunque no al nivel observado en los Erethizontidae neotropicales vivientes altamente arborícolas. Los resultados expuestos aquí son compatibles con los de Candela y Picasso (2008). Candela *et al.* (2012) realizaron un estudio paleobiológico integrado de los roedores

santacrucenses que incluyó interpretaciones del aparato locomotor de *Steiromys*, *Neoreomys* y *Eocardia*. Las interpretaciones funcionales que estos autores realizaron sobre *Steiromys* están basadas en Candela y Picasso (2008). Los resultados referidos a *Neoreomys* presentados en esta tesis (ambulatorio, presentando también aptitudes de corredor) son parcialmente compatibles con los de Candela *et al.* (2012). Estos autores consideran que *Neoreomys* no habría sido un cursorial especializado sino un roedor generalizado como *Cuniculus*, con la probable habilidad para nadar. Esta capacidad natatoria es inferida a partir de las similitudes entre *Neoreomys* y *Cuniculus*, presentado como un roedor cursorial capaz de nadar (considerado en esta tesis como un ambulatorio/cavador ocasional). *Cuniculus* es ciertamente un mamífero ambulatorio sin un tipo locomotor definido y puede tanto cavar como nadar (Nowak y Paradiso, 1983; Pérez, 1992). Es probable que *Neoreomys*, siendo tan similar en su estructura apendicular a *Cuniculus* (con elementos óseos muy robustos) fuera un roedor ambulatorio y hubiese tenido un variado uso de sustrato (cavador ocasional, nadador) como el observado en *Cuniculus*. La interpretación para *Eocardia* realizada en esta tesis es compatible con la de Candela *et al.* (2012). Estos autores interpretan a *Eocardia* como un ágil cursorial, y que aquí es caracterizado como un corredor y uno de los roedores más ágiles de los estudiados, junto con *Schistomys*. Los roedores santacrucenses presentan diversas morfologías y diferentes usos de sustrato inferidos, pero en ningún caso alcanzan el nivel de especialización observado en los representantes vivientes del grupo (Candela *et al.*, 2012).

5.5. Rol biológico

Las inferencias acerca de la función de los miembros de los organismos pertenecientes a los géneros estudiados permitieron generar hipótesis con respecto a la facultad que estas funciones habrían permitido. A partir de las hipótesis de facultad, puede especularse sobre el rol biológico, dado que no todos los animales utilizan sus facultades de la misma manera (Vizcaíno *et al.*, 2016). Al especular sobre el rol biológico de las diferentes hipótesis sobre uso de sustrato debe considerarse que el animal de estudio no está formado solo por el esqueleto apendicular. Entre los principales factores que moldean la vida de un animal se encuentra el tipo de

alimentación. Por ejemplo, si para una especie se infiere un hábito corredor en un estudio del esqueleto apendicular y se interpreta como carnívoro en un estudio de aparato masticatorio, podría especularse que habría utilizado la persecución como método de captura de su alimento. Por consiguiente, las facultades inferidas para los tipoterios y roedores santacrucenses, interpretados como herbívoros, estarían relacionadas al escape de depredadores, construcción de refugios y búsqueda u obtención de alimento.

Typotheria

Cassini (2013) propuso que los dos géneros de Interatheriidae santacrucenses habrían sido pastadores y los dos Hegetotheriidae habrían tenido una alimentación mixta. Este autor también postuló que los cuatro géneros de tipoterios santacrucenses habrían habitado ambientes abiertos. Este contexto contrasta con el hábito trepador propuesto para *Interatherium*. Probablemente *Interatherium* pasara mucho tiempo en el suelo, donde llevaría a cabo su alimentación, y utilizase sus habilidades trepadoras para conseguir refugio y escapar de los predadores. Así, podría haber habitado áreas abiertas con escasa vegetación arbórea que serviría de refugio y tal vez podría haber trepado también para conseguir otros tipos de alimento. *Protypotherium* habría sido ambulatorio con la habilidad de correr rápidamente para escapar de un depredador. Este género también habría tenido una posible capacidad de trepar, lo cual también podría ser interpretado como un medio de escape o como un medio para alcanzar ciertos alimentos blandos (hojas y frutos) que fueron propuestos por Townsend y Croft (2008) como parte de su alimentación. *Hegetotherium* habría sido un mamífero ambulatorio con habilidad corredora, la cual podría haber sido utilizada para escapar de depredadores, por un lado, y hábitos cavadores que podría haber utilizado para construir refugios, por otro. Otra interpretación de la capacidad de cavar podría estar relacionada con la propuesta de McCoy y Norris (2012) acerca del método de alimentación de *Hegetotherium*. Estos autores propusieron que podría haber perforado madera con los dientes para depredar larvas de artrópodos. En este contexto, podría haber utilizado las patas delanteras asistiendo a desgarrar la corteza (cavando en la corteza vegetal como el oso melero *Tamandua*; Toledo, 2012). *Pachyrhinos* fue interpretado en esta tesis como un corredor y representa el tipoterio santacrucense

más ágil. Este género podría haber usado la carrera como principal modo de escape de los depredadores.

Caviomorpha

Neoreomys habría tenido un hábito ambulatorio y secundariamente uno corredor. Candela *et al.* (2012) infirieron para *Neoreomys* una dieta similar a la de *Dasyprocta* (frutas, semillas, brotes y hojas) pero de mayor dureza que podría haber consumido en ambientes mixtos o cerrados. Podría haber utilizado su capacidad corredora para escapar de los depredadores. *Eocardia* habría sido un rápido corredor y habría podido escapar de los depredadores de esta manera en ambientes abiertos donde podría haber pastado (dieta conformada por alimentos abrasivos y hierbas así como hojas de arbustos y árboles, similar a la dieta de *Pediolagus* y *Dasyprocta*; Candela *et al.*, 2012). Las interpretaciones de uso de sustrato y rol biológico para *Schistomys* son las mismas que para *Eocardia*. No se cuentan con hipótesis de dieta para *Schistomys*, pero probablemente fuera similar a la de *Eocardia* ya que tienen una estructura craneodentaria muy similar. *Eocardia* y *Schistomys* habrían sido los géneros más ágiles entre los roedores santacrucenses. Tampoco se cuenta con hipótesis de dieta para *Perimys*, que fue interpretado aquí como un cavador. Podría haber cavado para construir refugios en el sustrato u obtener alimento. *Steiromys* habría sido un trepador y podría haber utilizado los árboles como refugio y como fuente de alimento, ya que su dieta podría haber incluido corteza, semillas y hojas duras (Candela *et al.*, 2012).

5.6. Paleosinecología

Como se mencionó en la sección 1.1, la riqueza taxonómica y la excelente calidad de preservación de los fósiles de la Formación Santa Cruz (Edad Santacrucense) en los afloramientos de la costa atlántica, permiten estudiar detalladamente la paleobiología de los grupos e interpretar la paleoecología de una comunidad de mamíferos en la porción austral de América del Sur durante el Mioceno temprano (Vizcaíno *et al.*, 2010, 2012a).

Las interpretaciones respecto a la paleocomunidad deberían restringirse a los taxones de las nuevas colecciones (con procedencia estratigráfica precisa) hallados en

las localidades ANF, ELC, CS y PLC que habrían sido mayoritariamente sincrónicas (Ver sección 1.2.1; Kay *et al.*, 2012; Perkins *et al.*, 2012). En ese contexto, habría que descartar a *Pachyrukhos* y *Schistomys* pues los restos analizados pertenecientes a estos géneros son de colecciones antiguas y no fueron registrados en ninguna de las cuatro localidades nombradas en los nuevos viajes de campo. Considerando la ausencia de estos dos géneros, la fauna de mamíferos pequeños y medianos tendría una menor proporción de corredores (solo uno de los tres descritos en esta tesis) y podría reflejar un ambiente con una mayor proporción de espacios cerrados que de espacios abiertos. Sin embargo, a continuación se señalan las especulaciones paleoecológicas para todos los tipoterios y roedores del Santacrucense que presentan restos postcraneales estudiados en esta tesis.

La reconstrucción de la flora sugiere un ambiente heterogéneo, compuesto por bosques abiertos templados semiáridos y bosques templado-cálidos húmedos (Brea *et al.*, 2012). Esta reconstrucción para el Santacrucense es semejante a otras que incluyen la combinación de ambientes abiertos con otros más cerrados, como la de Cassini *et al.* (2012a) basada en la ecomorfología de los ungulados nativos. La presente propuesta, basada en el estudio específico del esqueleto apendicular de los tipoterios y roedores, es compatible con el esquema anterior, puesto que se reconocen taxones trepadores (*Steiromys* e *Interatherium*), que habrían usado los árboles como refugio o fuente de alimento, ambulatorios (*Neoreomys*, *Protypotherium* y *Hegetotherium*) y cavadores (*Perimys*), que podrían haber habitado tanto regiones abiertas como regiones con más vegetación, y corredores (*Eocardia*, *Schistomys* y *Pachyrukhos*), que probablemente utilizarían las áreas abiertas en mayor medida que el resto de los taxones estudiados. Esta división del uso del espacio soporta la partición de nicho propuesta previamente para los roedores (Candela *et al.*, 2012) y propone una partición similar para los tipoterios diferente a la homogeneidad de hábitat abierto para todos los tipoterios planteada por Cassini *et al.* (2012a).

Probablemente, los tipoterios y roedores (2-14 kg.; Cassini *et al.*, 2012a; Candela *et al.*, 2012, junto a los xenartros más pequeños como *Proeutatus*, *Prozaedyus*, *Stenotatus*, *Stegotherium* y *Peltephylus* (~1-20 kg.; Vizcaíno *et al.*, 2012a), conformaran las presas más comunes para los depredadores santacrucenses. Estos depredadores habrían estado representados por metaterios (ver Prevosti *et al.*, 2012) y aves (ver

Degrange *et al.*, 2012). Prevosti *et al.* (2012) propusieron algunas relaciones tróficas que pudieron haberse dado en esta paleocomunidad. Los depredadores de mayor tamaño, *Arctodictis* y *Borhyaena* (~37 kg.; Prevosti *et al.*, 2012), habrían consumido principalmente presas de entre 20 y 150 kg, incluyendo perezosos, toxodontes y litopternos (Prevosti *et al.*, 2012). Estos autores señalaron que los tipoterios, roedores y xenartros pequeños (así como también primates y pequeños metaterios) habrían sido la presa común de los metaterios carnívoros de menor tamaño.

Entre las presas más accesibles podrían haberse incluido los tipoterios *Protypotherium* y *Hegetotherium*, así como el roedor *Neoreomys*. Estos tres géneros, que habrían representado presas relativamente grandes entre los tipoterios y roedores (~4-8 kg.), habrían sido mamíferos robustos con alto valor energético y, además, habrían sido los más ambulatorios de los géneros analizados en esta tesis. Por esta razón, aunque *Protypotherium* podría haber tenido la capacidad de trepar y los tres podrían haber recurrido a la carrera como medio de escape, seguramente habrían sido presas relativamente fáciles de atrapar. El roedor *Perimys* probablemente se habría escondido en madrigueras cavadas por él mismo y no habría sido una presa fácil. El Interatheriidae *Interatherium* y el roedor *Steiromys* habrían tenido la ventaja de trepar fácilmente y escapar de los depredadores de mayor tamaño, pero habrían estado expuestos a los esparasodontes buenos trepadores (*Cladosictis*, *Prothylacynus*, *Pseudonotictis* y *Sipaocyon*; Prevosti *et al.*, 2012). Los más pequeños y ágiles, representados por el Hegetotheriidae *Pachyrukhos* y los dos roedores *Eocardia* y *Schistomys*, habrían sido presas difíciles debido a la velocidad que seguramente habrían podido alcanzar y además habrían constituido una fuente energética menor dado su gracilidad y pequeño tamaño (~2-3 kg.).

Brodie y Formanowicz (1991) explicaron la diferencia entre mecanismos de evitación del depredador y mecanismos antidepredador. Los primeros remueven a la presa del microhábitat del depredador y los segundos interrumpen la secuencia de depredación. Estos dos tipos de mecanismos pueden interpretarse a partir de los diferentes usos de sustrato descritos. Los trepadores *Steiromys* e *Interatherium* y el cavador *Perimys*, habría usado un mecanismo de evitación, manteniéndose fuera del alcance de los depredadores ya fuese arriba de árboles o dentro de cuevas. El otro mecanismo habría sido el utilizado por los corredores *Pachyrukhos*, *Eocardia* y

Schistomys, los cuales por medio de la carrera podrían haber intentado escapar de la persecución por parte del depredador. Por otro lado, Ferrari (2009) señaló que la presión de depredación es una fuerza fundamental en la evolución de los primates platirrininos, influyendo en rasgos morfológicos y comportamentales, entre ellos el tamaño corporal, la coloración, la organización social y el uso del hábitat. Este autor también observó que los carnívoros consumen predominantemente a las especies de mayor tamaño. Sobre la base de estas observaciones se podría interpretar un mayor riesgo de depredación en los tipoterios y roedores de mayor tamaño, como *Hegetotherium*, *Protypotherium*, *Neoreomys* y *Steiromys*.

5.7. Perspectivas

En esta tesis se pusieron a prueba las hipótesis previas sobre el uso de sustrato por parte de los tipoterios y roedores del Santacrucense y se generaron nuevas propuestas. Además, surgieron nuevos interrogantes y se hizo evidente la necesidad de nuevos estudios desde otras perspectivas, así como el análisis de otras partes de esqueleto. Para comprender mejor los aspectos posturales y de locomoción, podría ser de utilidad la realización de trabajos específicos del tarso y carpo, que representan el contacto entre el sustrato y el resto del esqueleto apendicular. También podría ser de utilidad un estudio centrado en las falanges ungueales (portadoras de garras o pezuñas), aportando información sobre la habilidad para generar tracción sobre el sustrato. Además, estudios que busquen una relación entre la manipulación del alimento y la movilidad del antebrazo (capacidad de pronación/supinación) también proporcionarían un aporte muy valioso.

Por otro lado, el análisis desde un punto de vista evolutivo que evalúe la historia de los caracteres de un clado a través del tiempo sería de gran importancia para comprender hasta qué punto la disparidad morfológica y la diversidad ecológica identificadas podrían ser consideradas como el resultado de procesos adaptativos o hasta qué grado éstas serían el resultado del contexto filogenético de los grupos estudiados. También sería adecuado realizar estudios de integración y modularidad para identificar complejos de caracteres. Finalmente, con respecto a las carillas articulares, sería interesante un estudio detallado de las diferentes porciones que las

componen, buscando diferentes tendencias de cambio morfológico dentro de una carilla que pudieran reflejar respuestas al estrés mecánico diferencial (Muñoz *et al.*, En prensa).

Capítulo 6

Conclusiones

A continuación se recapitulan los objetivos específicos de esta tesis tal como se definieron en la sección 1.3.

- Realizar un estudio de la variabilidad morfológica del esqueleto apendicular de tipoterios y roedores de la Formación Santa Cruz.
- Realizar estudios de forma y función sobre uso del sustrato.
- Generar hipótesis sobre el uso diferencial del ambiente por los mamíferos dentro del rango de tamaño estudiado.

Para satisfacer estos objetivos se procedió a contrastar las siguientes hipótesis expresadas en la sección 1.3.

- *Neoreomys* fue generalizado con probables capacidades nadadoras, similar a *Cuniculus paca*.

Esta hipótesis fue rechazada parcialmente, ya que se propuso que *Neoreomys* habría sido un mamífero ambulatorio con buenas habilidades corredoras. La mayoría de los rasgos de su esqueleto apendicular son similares a los de aquellos mamíferos sin un uso de sustrato preponderante, y sus carillas articulares son comparables a las de un mamífero ambulatorio. Por otra parte, algunos rasgos indicarían una articulación del codo restringida al plano parasagital muy estabilizada, y una fuerte flexión y extensión de la pierna que podrían resultar ventajosos para correr.

- *Eocardia* fue corredor, similar a *Pediolagus salinicola*.

Esta hipótesis no pudo ser rechazada. Se propuso que *Eocardia* habría sido un corredor debido a que, a pesar de que sus carillas articulares no son las esperables en un cursorial especializado, la mayoría de los rasgos de su esqueleto apendicular indicarían una restricción del movimiento al plano parasagital, una rápida extensión del antebrazo y fuerte flexión y extensión del miembro posterior.

- *Schistomys* fue corredor.

Esta hipótesis no pudo ser rechazada. Se propuso que *Schistomys* habría sido un corredor con las mismas características que *Eocardia*.

- *Perimys* tuvo hábitos similares a los de los chinchillidos vivientes, con capacidad de moverse de manera ágil y realizar saltos.

Esta hipótesis fue rechazada. Se propuso que *Perimys* habría sido un cavador, con características que indicarían una articulación del hombro muy fuerte y estable, una relación antebrazo-carpo muy rígida y gran fuerza para la extensión (sumado a un movimiento hacia afuera del cuerpo) del antebrazo y con las carillas articulares similares, principalmente, a las de un mamífero ambulatorio.

- *Steiromys* fue un trepador.

Esta hipótesis no pudo ser rechazada. Se propuso que *Steiromys* habría sido un trepador debido a las características de su esqueleto apendicular, las cuales indicarían miembros muy fuertes con mucha libertad de movimiento y gran fuerza de flexión del antebrazo, y al parecido de sus carillas articulares con aquellas de los mamíferos trepadores.

- *Protypotherium* fue corredor y cavador ocasional.

Esta hipótesis fue parcialmente rechazada, dado que se propuso que *Protypotherium* habría sido un mamífero ambulatorio con buenas habilidades

corredoras (con carillas articulares similares a las de los corredores de la muestra de comparación) las cuales podrían inferirse principalmente por una extensión rápida del antebrazo y una rápida y fuerte flexión del fémur, una fuerte extensión del fémur y flexo-extensión de la rodilla y por la rigidez del complejo tibia-fíbula. Además, podría haber trepado ocasionalmente gracias a la fuerte flexión de su mano y antebrazo y a la posibilidad de realizar movimientos de pronación/supinación.

- *Interatherium* no tuvo ninguna especialización, pudiendo haber trepado, cavado y, tal vez, nadado con facilidad.

Esta hipótesis fue parcialmente rechazada . Dado el parecido de sus carillas articulares con las de los trepadores y por tener miembros más preparados para aplicar grandes fuerzas en lugar de movimientos rápidos, un hombro con una gran amplitud de movimiento, una fuerte flexión de la mano y buena capacidad de pronación/supinación entre otras características, se propuso que *Interatherium* habría sido trepador. A su vez, se propuso un hábito cavador ocasional en base a la similitud de sus carillas articulares con las de los cavadores ocasionales, a la fuerte flexión de la mano y a una muy fuerte extensión del antebrazo.

- *Hegetotherium* fue cavador.

Esta hipótesis fue parcialmente rechazada . *Hegetotherium* habría sido un mamífero ambulatorio, con buenas habilidades para correr y cavar. Sus carillas articulares no muestran una marcada similitud con ningún uso de sustrato, sino que son parecidas a las de los mamíferos actuales que hacen usos variados del mismo. En el análisis cualitativo se encontraron muchas características de corredor (como la restricción de movimiento al plano parasagital y la extensión del antebrazo completa y estabilizada) así como de cavador (como la fuerte flexión de la mano y fuerte extensión del antebrazo).

- *Pachyrukhos* fue corredor, probablemente cavador ocasional.

Esta hipótesis fue parcialmente rechazada, dado que se propuso que *Pachyrukhos* habría sido un corredor. Las pocas carillas articulares que comparten el morfoespacio

con la muestra viviente, lo hacen con las especies corredoras. El esqueleto apendicular muestra muchas características relacionadas con la capacidad de correr, tales como la restricción del movimiento al plano parasagital, la extensión rápida y completa el antebrazo, la rápida flexión del fémur y el complejo tibia-fíbula fusionado, entre otras.

Además de estas hipótesis particulares se planteó una hipótesis más general referida al uso del espacio por parte de los tipoterios y roedores.

- Existió una partición de nicho entre los mamíferos euterios herbívoros generalizados de tamaño pequeño a mediano (tipoterios y roedores) explicada por el uso diferencial del espacio que indicaría diferencias en el tipo de locomoción y uso de sustrato.

Esta hipótesis no pudo ser rechazada, en base a la diversidad de usos de sustrato propuestos para los tipoterios y roedores analizados. Habría habido un uso diferencial del hábitat, indicado por la presencia de distintos usos de sustrato por parte de los taxones ambulatorios (*Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Neoreomys*), un cavador (*Perimys*), trepadores (*Interatherium* y *Steiromys*) y corredores (*Pachyrhinos*, *Eocardia* y *Schistomys*).

Las siguientes son las conclusiones más relevantes de esta tesis.

- Existe una gran diversidad morfológica en el postcráneo de los tipoterios y roedores santacruceses.
- La morfología funcional cualitativa representa una herramienta clave para realizar inferencias paleobiológicas en base a interpretaciones comparativas y biomecánicas.
- La morfología funcional permitió generar un perfil biomecánico para cada taxón que permite estimar las capacidades, ventajas y desventajas para los diferentes tipos de acciones que pudieron haber realizado (facultades).

- La morfometría geométrica en 3D resultó ser una herramienta muy útil para describir cuantitativamente la morfología de las carillas articulares y realizar comparaciones entre taxones.
- La morfología de las carillas articulares está muy influenciada por la historia filogenética de los grupos y en algunos casos esta dependencia opaca las posibles interpretaciones ecomorfológicas.
- La carilla articular que refleja más claramente las diferencias debidas a la filogenia es la carilla proximal de la ulna (escotadura troclear + escotadura radial).
- Las dos carillas del húmero, la proximal del radio y la distal del fémur reflejan mejor diferencias ecomorfológica que las demás carillas.
- Las carillas articulares con mayor correlación entre la forma y el tamaño son la proximal del húmero y de la ulna.
- El uso de metodologías diferentes, en esta tesis representadas por la morfología funcional cualitativa y la ecomorfología basada en morfometría geométrica en 3D, ayuda a realizar interpretaciones paleobiológicas más robustas, permitiendo combinar los diferentes resultados.
- La integración de los resultados obtenidos con las metodologías propuestas permitió asignar a cada género analizado una categoría de uso de sustrato primario y ocasionalmente, categorías secundarias.
- Se reconocieron distintos usos de sustrato a los cuales pudieron asignarse los taxones extintos analizados: ambulatorio (*Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Neoreomys*), cavador (*Perimys*), trepador (*Interatherium* y *Steiromys*) y corredor (*Pachyrukhos*, *Eocardia* y *Schistomys*), con diferentes categorías secundarias en cada caso.
- Los diferentes usos de sustrato por parte de estos mamíferos indicarían una partición del uso del hábitat que podría haber disminuido la competencia por el alimento.

- En base al uso de sustrato y tamaño corporal, se propuso a *Protypotherium*, *Hegetotherium* y *Neoreomys* como las presas más accesibles para los depredadores de mediano tamaño representados por metaterios y aves.
- La información propuesta contribuye al conocimiento integral de la paleoecología de mamíferos santacrucenses aportando hipótesis novedosas para el uso de sustrato de los tipoterios y roedores pertenecientes a esta fauna.

Bibliografía

- ABBA, A. M., CASSINI, G. H., VALVERDE, G., TILAK, M.-K., VIZCAÍNO, S. F., SUPERINA, M. Y DELSUC, F. (2015). Systematics of hairy armadillos and the taxonomic status of the Andean hairy armadillo (*Chaetophractus nationi*). *Journal of Mammalogy* .
- ABEL, O. (1911). *Grundzge der Palaeobiologie der Wirbeltiere*. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Nägele und Dr. Sproesser.
- ABELLO, M. A. Y CANDELA, A. M. (2010). Postcranial skeleton of the Miocene marsupial *Palaeothentes* (Paucituberculata, Palaeothentidae): paleobiology and phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**(5), 1515–1527.
- ADAMS, D. C. Y OTÁROLA-CASTILLO, E. (2013). geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* **4**(4), 393–399.
- ÁLVAREZ, A., ERCOLI, M. D. Y PREVOSTI, F. J. (2013). Locomotion in some small to medium-sized mammals: a geometric morphometric analysis of the penultimate lumbar vertebra, pelvis and hindlimbs. *Zoology* **116**(6), 356–371.
- AMEGHINO, F. (1887). Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo La Plata* **1**, 1–26.
- AMEGHINO, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* **6**, 1–1027.

- AMEGHINO, F. (1891). Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia Austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* **1**(5), 286–328.
- ANTOINE, P.-O., MARIVAUX, L., CROFT, D. A., BILLET, G., GANERØD, M., JARAMILLO, C., MARTIN, T., ORLIAC, M. J., TEJADA, J., ALTAMIRANO, A. J., DURANTHON, F., FANJAT, G., ROUSSE, S. Y SALAS GISMONDI, R. (2012). Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **279**, 1319–1326.
- ARGOT, C. (2001). Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the didelphidae, and the paleobiology of the paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* **247**(1), 51–79.
- ARGOT, C. (2002). Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* **253**(1), 76–108.
- ARIAS-MARTORELL, J., POTAU, J. M., BELLO-HELLEGOUARCH, G., PASTOR, J. F. Y PÉREZ-PÉREZ, A. (2012). 3D geometric morphometric analysis of the proximal epiphysis of the hominoid humerus. *Journal of Anatomy* **221**(5), 394–405.
- BARRY, R. E. Y SHOSHANI, J. (2000). *Heterohyrax brucei*. *Mammalian species* , 1–7.
- BARTHELMESS, E. L. (2006). *Hystrix africaeaustralis*. *Mammalian Species* , 1–7.
- BERTRAND, O. C., FLYNN, J. J., CROFT, D. A. Y WYSS, A. R. (2012). Two New Taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the Early Oligocene Tinguiririca Fauna (Chile). *American Museum Novitates* (3750), 1–36.
- BEST, T. L. Y HENRY, T. H. (1993). *Lepus callotis*. *Mammalian Species Archive* **442**, 1–6.
- BILLET, G. (2010). New Observations on the Skull of *Pyrotherium* (Pyrotheria, Mammalia) and New Phylogenetic Hypotheses on South American Ungulates. *Journal of Mammalian Evolution* **17**, 21–59.

- BILLET, G. (2011). Phylogeny of the Notoungulata (Mammalia) based on cranial and dental characters. *Journal of Systematic Palaeontology* **9**(4), 481–497.
- BININDA-EMONDS, O. R. P. (2004). The evolution of supertrees. *Trends in Ecology & Evolution* **19**(6), 315–322.
- BININDA-EMONDS, O. R. P., CARDILLO, M., JONES, K. E., MACPHEE, R. D. E., BECK, R. M. D., GRENYER, R., PRICE, S. A., VOS, R. A., GITTLEMAN, J. L. Y PURVIS, A. (2007). The delayed rise of present-day mammals. *Nature* **446**(7135), 507–512. 10.1038/nature05634.
- BLANGA-KANFI, S., MIRANDA, H., PENN, O., PUPKO, T., DEBRY, R. W. Y HUCHON, D. (2009). Rodent phylogeny revised: analysis of six nuclear genes from all major rodent clades. *BMC Evolutionary Biology* **9**(1), 1–12. URL <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-9-71>.
- BOCK, W. J. Y VON WAHLERT, G. (1965). Adaptation and the Form-Function Complex. *Evolution* **19**(3), 269–299.
- BOND, M. (1986). Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. En: *Actas, IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza*, vol. 2.
- BOND, M., CERDEÑO, E. Y LÓPEZ, G. M. (1995). Los ungulados nativos de América del Sur. En: *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental* (ALBERDI, M. T., LEONE, G. Y TONNI, E. P., eds.), Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, book section 12. Madrid: CSIC, pp. 259–275.
- BOND, M., VUCETICH, M. Y PASCUAL, R. (1984). Un nuevo Notoungulata de la Formación Lumbrera (Eoceno) de la provincia de Salta. *Argentina. I Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (La Plata) Actas* **20**.
- BOOKSTEIN, F. (1990). Introduction to methods for landmark data. En: *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop* (ROHLF, F. J. Y BOOKSTEIN, F. L., eds.). University of Michigan Museums, Ann Arbor.
- BOOKSTEIN, F. L. (1991). *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. New York: Cambridge University Press.

- BOOKSTEIN, F. L. (1997). Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* **1**(3), 225–243.
- BOOKSTEIN, F. L., STREISSGUTH, A. P., SAMPSON, P. D., CONNOR, P. D. Y BARR, H. M. (2002). Corpus Callosum Shape and Neuropsychological Deficits in Adult Males with Heavy Fetal Alcohol Exposure. *NeuroImage* **15**(1), 233–251.
- BREA, M., ZUCOL, A., IGLESIAS, A., VIZCAÍNO, S., KAY, R. Y BARGO, M. (2012). Fossil plant studies from late Early Miocene of the Santa Cruz Formation: paleoecology and paleoclimatology at the passive margin of Patagonia, Argentina. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia. Cambridge University Press, Cambridge* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 104–128.
- BRODIE, E. D. Y FORMANOWICZ, D. R. (1991). Predator avoidance and antipredator mechanisms: distinct pathways to survival. *Ethology Ecology & Evolution* **3**(1), 73–77.
- CAMPOS, C. M., TOGNELLI, M. F. Y OJEDA, R. A. (2001). *Dolichotis patagonum*. *Mammalian species* , 1–5.
- CANDELA, A. M. (2000). *Los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) fósiles de Argentina. Sistemática e historia evolutiva y biogeográfica*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- CANDELA, A. M. (2004). A new giant porcupine (Rodentia, Erethizontidae) from the late Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* **24**(3), 732–741.
- CANDELA, A. M. Y PICASSO, M. B. (2008). Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* **269**(5), 552–593.
- CANDELA, A. M., RASIA, L. L. Y PEREZ, M. E. (2012). Paleobiology of Santacrucian caviomorph rodents: a morphofunctional approach. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.), capítulo 15. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 287–305.

- CARDINI, A., FILHO, J. A. F. D., POLLY, P. D. Y ELTON, S. (2010). Biogeographic Analysis Using Geometric Morphometrics: Clines in Skull Size and Shape in a Widespread African Arboreal Monkey. En: *Morphometrics for Nonmorphometricians* (ELEWA, M. T. A., ed.). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 191–217.
- CASSINI, G. H. (2013). Skull geometric morphometrics and paleoecology of Santacrucian (late early Miocene; Patagonia) native ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). *Ameghiniana* **50**(2), 193–216.
- CASSINI, G. H., CERDEÑO, M. E., VILLAFANE, A. L. Y MUÑOZ, N. A. (2012a). Paleobiology of Santacrucian native ungulates (Meridiungulata: Astrapotheria, Litopterna and Notoungulata). En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.), book section 14. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 243–286.
- CASSINI, G. H., VIZCAÍNO, S. F. Y BARGO, M. S. (2012b). Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *Journal of Zoology* **287**(1), 53–64. URL <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00886.x>.
- CIFELLI, R. L. (1985). South American ungulate evolution and extinction. En: *The Great American Biotic Interchange* (STEHLI, F. G. Y WEBB, S. D., eds.). New York: Plenum Press, p. 249–266.
- CIGNONI, P., CALLIERI, M., CORSINI, M., DELLEPIANE, M., GANOVELLI, F. Y RANZUGLIA, G. (2008). Meshlab: an open-source mesh processing tool. En: *Eurographics Italian Chapter Conference*, vol. 2008.
- COPE, E. D. (1897). Toxodontia. *The American Naturalist* **31**(366), 485–492. URL <http://www.jstor.org/stable/2452857>.
- CROFT, D. (1999). Placentals: endemic South American ungulates. En: *The Encyclopedia of Paleontology* (SINGER, R., ed.). Chicago: Fitzroy-Dearborn, p. 890–906.

- CROFT, D. A. (2000). *Archaeohyracidae (Mammalia, Notoungulata) from the Tinguiririca Fauna, central Chile, and the evolution and paleoecology of South American mammalian herbivores*. Tesis doctoral, University of Chicago.
- CROFT, D. A. Y ANDERSON, L. C. (2008). Locomotion in the extinct notoungulate *Protypotherium*. *Palaeontologia Electronica* **11**(1), 1–20.
- DEGRANGE, F. J., NORIEGA, J. I. Y ARETA, J. (2012). Diversity and paleobiology of the Santacrucian birds. En: *Early Miocene paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 138–155.
- DRAGOO, J. W. Y SHEFFIELD, S. R. (2009). *Conepatus leuconotus* (Carnivora: Mephitidae). *Mammalian Species Archive* **827**, 1–8.
- DRAPEAU, M. S. (2008). Articular morphology of the proximal ulna in extant and fossil hominoids and hominins. *Journal of human evolution*. **55**(1), 86–102.
- DRAY, S. Y DUFOUR, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software* **22**(4), 1–20.
- DUNN, R. E., MADDEN, R. H., KOHN, M. J., SCHMITZ, M. D., STRÖMBERG, C. A., CARLINI, A. A., RÉ, G. H. Y CROWLEY, J. (2013). A new chronology for middle Eocene–early Miocene South American Land Mammal Ages. *Geological Society of America Bulletin* **125**(3–4), 539–555.
- DUNNUM, J. L. Y SALAZAR-BRAVO, J. (2004). *Dactylomys boliviensis*. *Mammalian species*, 1–4.
- ELISSAMBURU, A. (2004). Análisis morfométrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana* **41**(3), 363–380.
- ELISSAMBURU, A. (2012). Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. *Estudios Geológicos* **68**.
- ELISSAMBURU, A. Y VIZCANO, S. F. (2004). Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology* **262**(2), 145–159.

- ERCOLI, M. D., PEVOSTI, F. J. Y ALVAREZ, A. (2012). Form and function within a phylogenetic framework: locomotory habits of extant predators and some Miocene Sparassodonta (Metatheria). *Zoological Journal of the Linnean Society* **165**(1), 224–251.
- EVANS, H. E. Y DE LAHUNTA, A. (2013). *Miller's Anatomy of the Dog*. Elsevier Health Sciences.
- FABRE, P.-H., HAUTIER, L., DIMITROV, D. Y P DOUZERY, E. J. (2012). A glimpse on the pattern of rodent diversification: a phylogenetic approach. *BMC Evolutionary Biology* **12**(1), 88.
- FELSENSTEIN, J. (1985). Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist* **125**(1), 1–15.
- FERNÁNDEZ, M. (2015). *Revisión Taxonómica de Interatherium Ameghino 1887 e Icochilus Ameghino 1889 (Interatheriidae, Notoungulata) de la Edad Mamífero Santacrucense (Mioceno Temprano) de la Provincia de Santa Cruz, Argentina*. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional de Luján.
- FERNÁNDEZ, M. (En curso). *Sistemática y Filogenia de los Interatheriinae (Notoungulata, Typotheria, Interatheriidae: Implicancias bioestratigráficas en la Formación Santa Cruz (Mioceno Temprano-Medio) de la Provincia de Santa Cruz, Argentina*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Luján.
- FERRARI, S. F. (2009). Predation Risk and Antipredator Strategies. En: *South American Primates: Comparative Perspectives in the Study of Behavior, Ecology, and Conservation* (GARBER, P. A., ESTRADA, A., BICCA-MARQUES, J. C., HEYMANN, E. W. Y STRIER, K. B., eds.). New York, NY: Springer New York, pp. 251–277.
- FISCHER, M. S., SCHILLING, N., SCHMIDT, M., HAARHAUS, D. Y WITTE, H. (2002). Basic limb kinematics of small therian mammals. *Journal of Experimental Biology* **205**(9), 1315–1338.
- FLEAGLE, J. G., PERKINS, M. E., HEIZLER, M. T., NASH, B., BOWN, T. M., TAUBER, A. A., DOZO, M. T. Y TEJEDOR, M. F. (2012). Absolute and relative ages of fossil localities in the Santa Cruz and Pinturas Formations. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO,

- S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.), capítulo 3. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 41–58.
- FLYNN, J. J., WYSS, A. R., CROFT, D. A. Y CHARRIER, R. (2003). The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal 'Age'. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **195**(3–4), 229–259. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0031018203003602>.
- FORD, L. S. Y HOFFMANN, R. S. (1988). *Potos flavus*. *Mammalian species* (321), 1–9.
- GARCÍA-ESPONDA, C. M. Y CANDELA, A. M. (2016). Hindlimb musculature of the largest living rodent *Hydrochoerus hydrochaeris* (Caviomorpha): Adaptations to semiaquatic and terrestrial styles of life. *Journal of Morphology* **277**(3), 286–305.
- GARCÍA-ESPONDA, C. M. Y CANDELA, A. M. (2010). Anatomy of the hindlimb musculature in the cursorial caviomorph *Dasyprocta azarae* Lichtenstein, 1823 (Rodentia, Dasyproctidae): functional and evolutionary significance. *Mammalia* **74**(4), 407–422.
- GEBO, D. L. Y SARGIS, E. J. (1994). Terrestrial adaptations in the postcranial skeletons of guenons. *American Journal of Physical Anthropology* **93**(3), 341–371.
- GOMPPER, M. E. Y DECKER, D. M. (1998). *Nasua nasua*. *Mammalian Species Archive* **580**, 1–9.
- GRANIER, X., VERGNE, R., PACANOWSKI, R., BARLA, P. Y REUTER, P. (2012). Enhancing surface features with the Radiance Scaling Meshlab Plugin. En: *Computer Applications and Quantitative Methods in Archaeology (CAA) 2012* (CHRYSANTHI, A., WHEATLEY, D., ROMANOWSKA, I., PAPADOPOULOS, C., MURRIETA-FLORES, P., SLY, T., EARL, G. Y VERHAGEN, P., eds.), vol. 2 of *Archaeology in the Digital Era*. Southampton, United Kingdom: Amsterdam University Press. URL <https://hal.inria.fr/hal-00877158>.
- GUNZ, P., MITTEROECKER, P. Y BOOKSTEIN, F. L. (2005). *Semilandmarks in Three Dimensions*. Boston, MA: Springer US, pp. 73–98.

- HARCOURT-SMITH, W. E. H., TALLMAN, M., FROST, S. R., WILEY, D. F., ROHLF, F. J. Y DELSON, E. (2008). Analysis of Selected Hominoid Joint Surfaces Using Laser Scanning and Geometric Morphometrics: A Preliminary Report. En: *Mammalian Evolutionary Morphology: A Tribute to Frederick S. Szalay* (SARGIS, E. J. Y DAGOSTO, M., eds.). Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 373–383.
- HARMON, E. H. (2007). The shape of the hominoid proximal femur: a geometric morphometric analysis. *Journal of Anatomy* **210**(2), 170–185.
- HATCHER, J. B. (1903). Narrative of the expedition. En: *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899* (SCOTT, W. B., ed.), vol. 1. Princeton: Princeton University, pp. 1–296.
- HILDEBRAND, M. (1985a). Digging of quadrupeds. En: *Functional vertebrate morphology* (HILDEBRAND, M., BRAMBLE, D., LIEM, K. Y WAKE, D., eds.). Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, p. 89–109.
- HILDEBRAND, M. (1985b). Walking and Running. En: *Functional vertebrate morphology* (HILDEBRAND, M., BRAMBLE, D., LIEM, K. Y WAKE, D., eds.). Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, p. 37–57.
- HONEYCUTT, R. L. (2009). Rodents (Rodentia). En: *The Timetree of Life* (HEDGES, S. Y KUMAR, S., eds.). Oxford: Oxford University Press, pp. 490–494.
- HOOGLAND, J. L. (1996). *Cynomys ludovicianus*. *Mammalian Species Archive* **535**, 1–10.
- HOROVITZ, I. (2004). Eutherian mammal systematics and the origins of South American ungulates as base on postcranial osteology. En: *Fanfare for an uncommon paleontologist: Papers in honor of Malcom C. McKenna* (DAWSON, M. R. Y LILLENGRAVEN, J. A., eds.), vol. 36. Bulletin of Carnegie Museum of Natural History, Vol. 36, pp. 63–79.
- HOWELL, A. B. (1932). The Saltatorial Rodent *Dipodomys*: The Functional and Comparative Anatomy of its Muscular and Osseous Systems. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* **67**(10), 377–536.
- HUCHON, D., CATZEFLIS, F. M. Y DOUZERY, E. J. (2000). Variance of molecular datings, evolution of rodents and the phylogenetic affinities between

- Ctenodactylidae and Hystricognathi. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **267**(1441), 393–402.
- HUCHON, D. Y DOUZERY, E. J. P. (2001). From the Old World to the New World: A Molecular Chronicle of the Phylogeny and Biogeography of Hystricognath Rodents. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **20**(2), 238–251. URL <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1055790301909613>.
- INTERNATIONAL COMMITTEE ON VETERINARY GROSS ANATOMICAL NOMENCLATURE (2005). *Nomina Anatomica Veterinaria*, 4th Edition. *World Association of Veterinary Anatomists, New York*.
- JACKSON, J. E., BRANCH, L. C. Y VILLARREAL, D. (1996). *Lagostomus maximus*. *Mammalian Species Archive* **543**, 1–6.
- JENKINS, F. A. (1973). The functional anatomy and evolution of the mammalian humero-ulnar articulation. *American Journal of Anatomy* **137**(3), 281–297.
- JONES, C. (1978). *Dendrohyrax dorsalis*. *Mammalian species* (113), 1–4.
- JUSTO, E. R., DE SANTIS, L. J. Y KIN, M. S. (2003). *Ctenomys talarum*. *Mammalian Species*, 1–5.
- KAY, R. F., VIZCAINO, S. F. Y BARGO, M. S. (2012). A review of the paleoenvironment and paleoecology of the Miocene Santa Cruz Formation. En: *Early Miocene paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 331–365.
- KENKEL, N. C., DERKSEN, D. A., THOMAS, A. G. Y WATSON, P. R. (2002). Review: Multivariate analysis in weed science research. *Weed Science* **50**(3), 281–292.
- KÖHNCKE, M. Y LEONHARDT, K. (1986). *Cryptoprocta ferox*. *Mammalian Species* (254), 1–5.
- KOPROWSKI, J. L. (1994). *Sciurus carolinensis*. *Mammalian Species Archive* **480**, 1–9.

- KRAMARZ, A. G. (2001). Revision of the family Cephalomyidae (Rodentia, Caviomorpha) and new cephalomyids from the Early Miocene of Patagonia. *Palaeovertebrata* **30**(1-2), 51–88.
- KRAMARZ, A. G., VUCETICH, M. G. Y ARNAL, M. (2013). A New Early Miocene Chinchilloid Hystricognath Rodent; an Approach to the Understanding of the Early Chinchillid Dental Evolution. *Journal of Mammalian Evolution* **20**(3), 249–261.
- LAGUE, M. R. (2014). The pattern of hominin postcranial evolution reconsidered in light of size-related shape variation of the distal humerus. *Journal of Human Evolution* **75**, 90–109.
- LARIVIÈRE, S. (1999). *Lontra longicaudis*. *Mammalian Species Archive* **609**, 1–5.
- LARIVIÈRE, S. Y CALZADA, J. (2001). *Genetta genetta*. *Mammalian species* , 1–6.
- LARSON, S. G. (2015). Rotator cuff muscle size and the interpretation of scapular shape in primates. *Journal of Human Evolution* **80**, 96–106.
- LAURIN, M. (2004). The Evolution of Body Size, Cope's Rule and the Origin of Amniotes. *Systematic Biology* **53**(4), 594–622.
- LEE JR, T. E., HARTLINE, H. B. Y BARNES, B. M. (2006). *Dasyprocta ruatanica*. *Mammalian Species* , 1–3.
- LOTZE, J.-H. Y ANDERSON, S. (1979). *Procyon lotor*. *Mammalian species* (119), 1–8.
- LUCHERINI, M. Y VIDAL, E. M. L. (2008). *Lycalopex gymnocercus* (carnivora: canidae). *Mammalian Species Archive* **820**, 1–9.
- MADDISON, W. P. Y MADDISON, D. (2016). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10 <http://mesquiteproject.org>.
- MANLY, B. F. (1994). *Multivariate statistical methods: a primer*. London: Chapman and Hall.
- MARSHALL, L. G. (1976). Fossil localities for Santacrucian (early Miocene) mammals, Santa Cruz Province, southern Patagonia, Argentina. *Journal of Paleontology* **50**, 1129–1142.

- MARSHALL, L. G. Y CIFELLI, R. L. (1990). Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. *Palaeovertebrata* **19**, 169–210.
- MATHEOS, S. D. Y RAIGEMBORN, M. S. (2012). Sedimentology and paleoenvironment of the Santa Cruz Formation. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.), capítulo 4. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 59–82.
- MCCOY, D. E. Y NORRIS, C. A. (2012). The Cranial Anatomy of the Miocene Notoungulate *Hegetotherium mirabile* (Notoungulata, Hegetotheriidae) with Preliminary Observations on Diet and Method of Feeding. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* **53**(2), 355–374.
- MCEVOY, J. S. (1982). Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* **173**, 337–421.
- MCMANUS, J. J. (1974). *Didelphis virginiana*. *Mammalian species* (40), 1–6.
- MILJUTIN, A. (2009). Substrate utilization and feeding strategies of mammals: description and classification. *Estonian J. Ecol* **58**, 60–71.
- MITTEROECKER, P. Y GUNZ, P. (2009). Advances in Geometric Morphometrics. *Evolutionary Biology* **36**(2), 235–247.
- MONES, A. Y OJASTI, J. (1986). *Hydrochoerus hydrochaeris*. *Mammalian Species Archive* **264**, 1–7.
- MORGAN, C. Y ÁLVAREZ, A. (2013). The humerus of South American caviomorph rodents: shape, function and size in a phylogenetic context. *Journal of Zoology* **290**(2), 107–116.
- MORGAN, C. C. (2009). Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* **74**(6), 497–506.

- MUÑOZ, N. A., CASSINI, G. H., CANDELA, A. M. Y VIZCAÍNO, S. F. (En prensa). Ulnar articular surface 3-D landmarks and ecomorphology of small mammals: a 1 case of study in two Early Miocene typotheres (Notoungulata) from Patagonia. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.
- NOWAK, J. Y PARADISO, J. L. (1983). *Walker's mammals of the world*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- NYAKATURA, K. Y BININDA-EMONDS, O. R. (2012). Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* **10**(1), 12.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGLINN, D., MINCHIN, P. R., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H., SZOECS, E. Y WAGNER, H. (2016). *vegan: Community Ecology Package*. URL <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. R package version 2.4-1.
- OLDS, N. Y SHOSHANI, J. (1982). *Procavia capensis*. *Mammalian species* (171), 1–7.
- O'LEARY, M. A., BLOCH, J. I., FLYNN, J. J., GAUDIN, T. J., GIALLOMBARDO, A., GIANNINI, N. P., GOLDBERG, S. L., KRAATZ, B. P., LUO, Z.-X., MENG, J., NI, X., NOVACEK, M. J., PERINI, F. A., RANDALL, Z. S., ROUGIER, G. W., SARGIS, E. J., SILCOX, M. T., SIMMONS, N. B., SPAULDING, M., VELAZCO, P. M., WEKSLER, M., WIBLE, J. R. Y CIRRANELLO, A. L. (2013). The Placental Mammal Ancestor and the Post-K-Pg Radiation of Placentals. *Science* **339**(6120), 662–667.
- OLLIER, S., COUTERON, P. Y CHESSEL, D. (2006). Orthonormal Transform to Decompose the Variance of a Life-History Trait across a Phylogenetic Tree. *Biometrics* **62**(2), 471–477.
- OXNARD, C. E. (1983). *The order of man: a biomathematical anatomy of the primates*, vol. 1. Hong Kong: Hong Kong University Press.
- PARADIS, E. Y CLAUDE, J. (2002). Analysis of Comparative Data Using Generalized Estimating Equations. *Journal of Theoretical Biology* **218**(2), 175–185.
- PARADIS, E., CLAUDE, J. Y STRIMMER, K. (2004). APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics* **20**(2), 289–290.

- PASITSCHNIAK-ARTS, M. Y LARIVIÈRE, S. (1995). *Gulo gulo*. *Mammalian Species Archive* **499**, 1–10.
- PATTERSON, B. Y PASCUAL, R. (1968). The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology*, **43**(4), 409–451. URL <http://www.jstor.org/stable/2819014>.
- PÉREZ, E. M. (1992). *Agouti paca*. *Mammalian Species Archive* **404**, 1–7.
- PERKINS, M. E., FLEAGLE, J. G., HEIZLER, M. T., NASH, B., BOWN, T. M., TAUBER, A. A. Y DOZO, M. T. (2012). Tephrochronology of the Miocene Santa Cruz and Pinturas Formations, Argentina. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.), capítulo 2. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 23–40.
- PLOTNICK, R. E. Y BAUMILLER, T. K. (2000). Invention by evolution: functional analysis in paleobiology. *Paleobiology* **26**(sp4), 305–323.
- PREVOSTI, F. J., FORASIEPI, A. M., ERCOLI, M. D., TURAZZINI, G. F., VIZCAÍNO, S., KAY, R. Y BARGO, M. (2012). Paleoecology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late early Miocene). En: *Early Miocene paleobiology in Patagonia: highlatitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (SF Vizcaíno, RF Kay, and MS Bargo, eds.). Cambridge University Press, New York (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 173–193.
- PÉREZ, M. E. (2010). *Sistemática, ecología y bioestratigrafía de Eocardiidae (Rodentia: hystricognathi: caviioidea) del Mioceno temprano y medio de Patagonia*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata.
- PÉREZ, M. E. Y VUCETICH, M. G. (2012). *Asteromys punctus* Ameghino (Rodentia, Hystricognathi Caviioidea) from the Late Oligocene of Patagonia (Argentina) and the Early Evolution of Caviioidea *Sensu stricto*. *Ameghiniana* **49**(1), 118–125.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

- RAY, J. C. (1995). *Civettictis civetta*. *Mammalian Species Archive* **488**, 1–7.
- REGUERO, M. (1999). *El problema de las relaciones sistemáticas y filogenéticas de los Typotheria y Hegetotheria (Mammalia, Notoungulata): análisis de los taxones de Patagonia de la Edad-mamífero Deseadense (Oligoceno)*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires.
- REGUERO, M. A., CANDELA, A. M., GALLI, C. I., BONINI, R. Y VOGLINO, D. (2014). A new Hypsodont Notoungulate (Hegetotheriidae, Pachyrukhinae) from the late Miocene of the Eastern Cordillera, Salta province, Northwest of Argentina. *Andean Geology* **42**(1), 56–70.
- REGUERO, M. A. Y PREVOSTI, F. J. (2010). Rodent-like notoungulates (Typotheria) from Gran Barranca, Chubut Province, Argentina: phylogeny and systematics. En: *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (MADDEN, R. H., CARLINI, A. A., VUCETICH, M. G. Y KAY, R. F., eds.). Cambridge: Cambridge University Press, pp. 148–165.
- REGUERO, M. A., UBILLA, M. Y PEREA, D. (2003). A new species of *Eopachyrucos* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) from the late Oligocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**(2), 445–457.
- REIN, T. R., HARVATI, K. Y HARRISON, T. (2015). Inferring the use of forelimb suspensory locomotion by extinct primate species via shape exploration of the ulna. *Journal of Human Evolution* **78**, 70–79.
- ROBERTS, M. S. Y GITTLEMAN, J. L. (1984). *Ailurus fulgens*. *Mammalian Species Archive* **222**, 1–8.
- ROHLF, F. J. (1990). Rotational fit (Procrustes) methods. En: *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop* (ROHLF, F. J. Y BOOKSTEIN, F. L., eds.). University of Michigan Museums, Ann Arbor.
- ROSE, K. D. Y CHINNERY, B. J. (2004). The postcranial skeleton of early Eocene rodents. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* , 211–244.
- RUDWICK, M. J. S. (1964). The Inference of Function from Structure in Fossils. *The British Journal for the Philosophy of Science* **15**(57), 27–40.

- SALTON, J. A. Y SARGIS, E. J. (2009). Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) hindlimb skeleton. *Journal of Morphology* **270**(3), 367–387.
- SARGIS, E. J. (2002a). Functional morphology of the forelimb of Tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology* **253**(1), 10–42.
- SARGIS, E. J. (2002b). Functional morphology of the hindlimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology* **254**(2), 149–185.
- SCHLAGER, S. (2013). Morpho: Calculations and visualizations related to Geometric Morphometrics. *R package version 0.25-1* <http://CRAN.R-project.org/package=Morpho>.
- SCHMITT, D. (2003). Substrate Size and Primate Forelimb Mechanics: Implications for Understanding the Evolution of Primate Locomotion. *International Journal of Primatology* **24**(5), 1023–1036.
- SCOTT, W. B. (1903-1932). *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899*. Princeton: Princeton University.
- SCOTT, W. B. (1905). Mammalia of the Santa Cruz beds. Part III. Glires. En: *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896–1899* (SCOTT, W. B., ed.), vol. 5, Paleontology II. Princeton: Princeton University Press, pp. 384–490. URL <http://catalog.hathitrust.org/Record/007161910><http://hdl.handle.net/2027/uc1.31822000681965>.
- SCOTT, W. B. (1913). *A history of land mammals in the Western Hemisphere*. New York: Macmillan.
- SECKEL, L. Y JANIS, C. (2008). Convergences in Scapula Morphology among Small Cursorial Mammals: An Osteological Correlate for Locomotory Specialization. *Journal of Mammalian Evolution* **15**(4), 261.
- SHOCKEY, B. J., CROFT, D. A. Y ANAYA, F. (2007). Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia). *Paleobiology* **33**(2), 227–247.

- SHOCKEY, B. J. Y FLYNN, J. J. (2007). Morphological diversity in the postcranial skeleton of Casamayoran (? Middle to Late Eocene) Notoungulata and foot posture in notoungulates. *American Museum Novitates*, 1–26.
- SIMPSON, G. G. (1936). Structure of a primitive Notoungulate cranium. *American Museum Novitates* **824**, 1–31.
- SIMPSON, G. G. (1980). *Splendid Isolation: the curious history of South American mammals*. New Haven, Connecticut: Yale University Press.
- SINCLAIR, W. J. (1909). Mammalia of the Santa Cruz beds. Part I. Typotheria. En: *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899* (SCOTT, W. B., ed.), vol. 6, Paleontology III. Princeton: Princeton University, pp. 1–110.
- SLICE, D. E. (2005). Modern Morphometrics. En: *Modern Morphometrics in Physical Anthropology* (SLICE, D. E., ed.). Boston, MA: Springer US, pp. 1–45.
- SPOTORNO, A. E., ZULETA, C. A., VALLADARES, J. P., DEANE, A. L. Y JIMÉNEZ, J. E. (2004). *Chinchilla laniger*. *Mammalian species*, 1–9.
- SZALAY, F. S. Y DAGOSTO, M. (1980). Locomotor Adaptations as Reflected on the Humerus of Paleogene Primates. *Folia Primatologica* **34**(1-2), 1–45.
- SZALAY, F. S. Y SARGIS, E. J. (2001). Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* **23**(2), 139–302.
- TALLMAN, M., ALMÉCIGA, S., REBER, S. L., ALBA, D. M. Y MOYÀ-SOLÀ, S. (2013). The distal tibia of *Hispanopithecus laietanus*: More evidence for mosaic evolution in Miocene apes. *Journal of Human Evolution* **64**(5), 319–327.
- TAUBER, A. A. (1994). *Estratigrafía y vertebrados fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en la costa atlántica entre las rías del Coyle y Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz, República Argentina*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Córdoba.
- TAUBER, A. A. (1997). Biostratigraphy of the Santa Cruz Formation (Lower Miocene) in southeastern Patagonia. *Ameghiniana* **34**(4), 413–426.
- TAYLOR, M. E. (1972). *Ichneumia albicauda*. *Mammalian species* (12), 1–4.

- TAYLOR, M. E. (1974). The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* **143**(3), 307–335.
- TAYLOR, M. E. (1976). The functional anatomy of the hindlimb of some african viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* **148**(2), 227–253.
- TOGNETTI, M. F., CAMPOS, C. M. Y OJEDA, R. A. (2001). *Microcavia australis*. *Mammalian species* , 1–4.
- TOLEDO, N. (2012). *El aparato locomotor de los perezosos (Xenarthra, Folivora) santacrucenses (Mioceno Temprano). Implicancias paleoecológicas*. Tesis doctoral, Universidad de la Plata.
- TOLEDO, N., BARGO, M., CASSINI, G. Y VIZCAÍNO, S. (2012). The forelimb of Early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora): morphometrics and functional implications for substrate preferences. *Journal of Mammalian Evolution* **19**(3), 185–198.
- TOLEDO, N., BARGO, M. S. Y VIZCAÍNO, S. F. (2013). Muscular Reconstruction and Functional Morphology of the Forelimb of Early Miocene Sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *The Anatomical Record* **296**(2), 305–325.
- TOLEDO, N., BARGO, M. S. Y VIZCAÍNO, S. F. (2015). Muscular reconstruction and functional morphology of the hind limb of santacrucian (Early Miocene) sloths (Xenarthra, Folivora) of Patagonia. *The Anatomical Record* **298**(5), 842–864.
- TOWNSEND, K. E. B. Y CROFT, D. A. (2008). Diets of notoungulates from the Santa Cruz Formation, Argentina: New evidence from enamel microwear. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**(1), 217–230. Paleontología, fosiles, ungulados, notoungulados Cited By (since 1996): 3 Export Date: 25 January 2010 Source: Scopus.
- TUKEY, J. W. (1949). Comparing Individual Means in the Analysis of Variance. *Biometrics* **5**(2), 99–114.
- TURLEY, K., GUTHRIE, E. H. Y FROST, S. R. (2011). Geometric Morphometric Analysis of Tibial Shape and Presentation Among Catarrhine Taxa. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* **294**(2), 217–230.

- UPHAM, N. Y PATTERSON, B. (2015). Evolution of the caviomorph rodents: a complete phylogeny and timetree of living genera. En: *Biology of caviomorph rodents: diversity and evolution* (VASSALLO, A. I. Y ANTENUCCI, D., eds.), capítulo 2. Buenos Aires: SAREM Series A, pp. 63–120.
- VAN STAADEN, M. J. (1994). *Suricata suricatta*. *Mammalian Species Archive* **483**, 1–8.
- VERA, B. (2016). Phylogenetic revision of the South American notopithecines (Mammalia: Notoungulata). *Journal of Systematic Palaeontology* **14**(6), 461–480. URL <http://dx.doi.org/10.1080/14772019.2015.1066454>.
- VERZI, D. H. Y QUINTANA, C. A. (2005). The caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **219**(3–4), 303–320.
- VIZCAINO, S. F., FARINA, R. A. Y MAZZETTA, G. V. (1999). Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. *Acta Theriologica* **44**(3), 309–320.
- VIZCAÍNO, S., KAY, R. Y BARGO, S. (2012a). *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- VIZCAÍNO, S. F., BARGO, M. S., CASSINI, G. H. Y TOLEDO, N. (2016). *Forma y función en paleobiología de vertebrados*. La Plata: Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP).
- VIZCAÍNO, S. F., BARGO, M. S. Y FARINA, R. A. (2008). Form, function and paleobiology in xenarthrans. En: *The Biology of the Xenarthra* (VIZCAÍNO, S. F. Y LOUGHRY, W. L., eds.). Gainesville: University Press of Florida, pp. 86–99.
- VIZCAÍNO, S. F., BARGO, M. S., KAY, R. F., FARIÑA, R. A., DI GIACOMO, M., PERRY, J. M. G., PREVOSTI, F. J., TOLEDO, N., CASSINI, G. H. Y FERNICOLA, J. C. (2010). A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late–early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **292**(3–4), 507–519.
- VIZCAÍNO, S. F., BLANCO, R. E., BENDER, J. B. Y MILNE, N. (2011). Proportions and function of the limbs of glyptodonts. *Lethaia* **44**(1), 93–101.

- VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S. (2012b). Background for a paleoecological study of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene) on the Atlantic Coast of Patagonia. En: *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation* (VIZCAÍNO, S. F., KAY, R. Y BARGO, M. S., eds.), capítulo 1. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 1–22.
- WELKER, F., COLLINS, M. J., THOMAS, J. A., WADSLEY, M., BRACE, S., CAPPELLINI, E., TURVEY, S. T., REGUERO, M., GELFO, J. N., KRAMARZ, A., BURGER, J., THOMAS-OATES, J., ASHFORD, D. A., ASHTON, P. D., ROWSELL, K., PORTER, D. M., KESSLER, B., FISCHER, R., BAESSMANN, C., KASPAR, S., OLSEN, J. V., KILEY, P., ELLIOTT, J. A., KELSTRUP, C. D., MULLIN, V., HOFREITER, M., WILLERSLEV, E., HUBLIN, J.-J., ORLANDO, L., BARNES, I. Y MACPHEE, R. D. E. (2015). Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin/'s South American ungulates. *Nature* **522**(7554), 81–84.
- WILEY, D. F. (2006). *Landmark Editor 3.0*. Davis: University of California.
- WOOD, A. E. (1955). A revised classification of the rodents. *Journal of Mammalogy* **36**(2), 165–187.
- WOODBURNE, M. O., GOIN, F. J., RAIGEMBORN, M. S., HEIZLER, M., GELFO, J. N. Y OLIVEIRA, E. V. (2014). Revised timing of the South American early Paleogene land mammal ages. *Journal of South American Earth Sciences* **54**, 109–119.
- WOODS, C. A. (1972). Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **147**, 115–198.
- WOODS, C. A., CONTRERAS, L., WILLNER-CHAPMAN, G. Y WHIDDEN, H. P. (1992). *Myocastor coypus*. *Mammalian Species Archive* **398**, 1–8.
- XIMENEZ, A. (1975). *Felis geoffroyi*. *Mammalian Species Archive* **54**, 1–4.
- YENSEN, E. Y TARIFA, T. (2003). *Galictis cuja*. *Mammalian Species* **728**, 1–8.

Apéndices

Apéndice 1. Diferentes clasificaciones ecológicas de la muestra viviente analizada

Ref.	Especie	Orden	Nowak 1983 (4th Ed.) (género)	Mammalian Species	Morgan 2009	Taylor 1974	Morgan y Alvarez 2013	Croft y Anderson 2008	Ercoli et al. 2012	Alvarez et al. 2013
1	<i>Hystrix cristata</i>	Rodentia	"They shelter in caves, rock crevices, aardvark holes, or burrows they dig themselves. <i>Hystrix</i> is nocturnal and terrestrial. It don't not usually climb trees, but does swim well."	Sin información	occasional digger	—	—	—	—	—
2	<i>Lagidium viscacia</i>	Rodentia	"They are poor diggers and are rarely found in earth burrows. They run and leap among the rocks with great agility."	—	ricochetal	—	ambulatorio	bounding (L. peruanum)	—	bounder
3	<i>Chinchilla chinchilla</i>	Rodentia	"Climbing and jumping about the rocks with remarkable agility."	Saltan entre las rocas con agilidad (genero).	ricochetal	—	ambulatorio	—	—	bounder (C. brevicaudata)
4	<i>Lagostomus maximus</i>	Rodentia	"It constructs extensive burrow systems. If a viscacha is persued, it can travel at 40 km per hour, alternating running with 3-meter leaps and sharp turns."	Cava	fossorial	—	digging	semifossorial	—	bounder
5	<i>Capromys pilorides</i>	Rodentia	"Seem to be basically arboreal."	—	—	—	—	arboreal	—	—
6	<i>Myocastor coypus</i>	Rodentia	"The nutria is semiaquatic, inhabiting marshes, the edges of lakes, and sluggish streams. <i>Myocastor</i> is adept on land but at home in the water. It commonly makes platforms of vegetation where it feeds and grooms itself. For shelter the nutria takes over the hole of another animal or constructs its own burrow."	Cava y nada	occasional digger	—	digging	semifossorial	—	—
7	<i>Dactylomys dactylinus</i>	Rodentia	Arboricola	Trepa ramas (genero)	—	—	scansorial	—	—	—
8	<i>Ctenomys australis</i>	Rodentia	"The main requirement of this fossorial genus seems to be sandy, somewhat dry soil. "	Cava (genero)	fossorial	—	digging	—	—	—
9	<i>Dasyprocta azarae</i>	Rodentia	"They are terrestrial and are adapted for a cursorial life. They walk, trot, or gallop on their digits, and also can jump vertically at least two meters from a standing start. If discovered they can travel with remarkable speed and agility."	Cava ocasionalmente (genero)	cursorial	—	cursorial	cursorial (D. punctata)	—	cursorial
10	<i>Cuniculus paca</i>	Rodentia	"Often spending the day in burrows that they excavate themselves or take over from some other animal. Although pacas are tcrrestrial, they enter water freely and swim well. If alarmed, they generally attempt to make their escape in water."	Nada y puede cavar ocasionalmente	occasional digger	—	ambulatorio	semifossorial	—	?
11	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	Rodentia	"When alarmed on land, it runs like a horse, and when closely pursued it enters the water, where it swims and dives with ease. The capybara also swims completely underwater."	Cuando son perseguidos trotan por 300 m. También nadan y bucean bien.	cursorial	—	cursorial	—	—	cursorial
12	<i>Pediolagus salinicola</i>	Rodentia	"(= <i>Dolichotis</i> porque los toma a las dos como el mismo género)."	—	—	—	—	—	—	cursorial
13	<i>Dolichotis patagonum</i>	Rodentia	" <i>Dolichotis</i> uses a variety of locomotions: walking when undisturbed, hopping like a rabbit or hare, galloping, and stotting-a sort of bounce on all four limbs at once- for covering long distances at high speed."	Adaptado a la vida cursorial	cursorial	—	cursorial	cursorial	—	cursorial

Sigue en la página siguiente.

Ref.	Especie	Orden	Nowak 1983 (4th Ed.) (género)	Mammalian Species	Morgan 2008	Taylor 1974	Morgan y Alvarez 2013	Croft y Anderson 2008	Ercoli et al. 2012	Alvarez et al. 2013
14	<i>Cavia apera</i>	Rodentia	"They have been reported either to dig their own burrows (No <i>C. apera</i>) or to take over the abandoned holes of other mammals. Terrestrial."	—	ambulatorio	—	ambulatorio	generalized (C. <i>porcellus</i>)	—	ambulatorio
15	<i>Microcavia australis</i>	Rodentia	"Under the bushes it digs a shallow depression. It also may dig a burrow; sometimes climbs bushes and low trees to feed."	Cava	occasional digger	—	digging	—	—	?
16	<i>Coendou spinosus</i>	Rodentia	"They are principally nocturnal and arboreal. These porcupines are slow in their movements, but are sure-footed climbers, using their tails in conjunction with their hands and feet."	—	scansorial	—	scansorial	arboreal	—	—
17	<i>Cynomys ludovicianus</i>	Rodentia	"They are diurnal and terrestrial, and excavate elaborate burrows for shelter and protection from predators."	Cava	—	—	—	—	—	—
18	<i>Sciurus carolinensis</i>	Rodentia	"They spend most of their time in the trees and are extremely agile in traveling along the branches. They come down to the ground to forage for food, and to bury nuts and acorns."	Trepadores	—	—	—	—	—	bounder (S. <i>vulgaris</i>)
19	<i>Lepus callotis</i>	Lagomorpha	"They run rapidly and for greater distances than the true rabbits (<i>Sylvilagus</i>) that occupy much the same range, unlike the latter Jack rabbits make rather long, high leaps. Members of the genus <i>Lepus</i> do not generally dig or occupy burrows, depending instead on their strong running abilities to escape danger."	Corre	—	—	—	cursorial (L. <i>europaeus</i>)	—	cursorial
20	<i>Cebus apella</i>	Primates	Arborícola	—	—	—	—	—	—	—
21	<i>Daubentonia madagascariensis</i>	Primates	Arborícola	Trepa	—	—	—	—	—	—
22	<i>Pudu puda</i>	Artiodactyla	"Runs in a zigzag manner. it may climb trunk of trees that are inclined and it is said to be very nimble among rocks. Not a strong swimmer."	—	—	—	—	—	—	—
23	<i>Moschiola meminna</i>	Artiodactyla	—	—	—	—	—	cursorial (<i>Tragulus kanchil</i>)	—	—
24	<i>Leopardus geoffroyi</i>	Carnivora	"Good climber and swimmer; it sleeps in trees and readily enters water."	Sin información	—	—	—	—	escansorial	ambulatorio
25	<i>Arctictis binturong</i>	Carnivora	"Mainly arboreal, is reported to dive, swim, and catch fish."	—	—	—	—	arboreal	arboreal	—
26	<i>Civettictis civetta</i>	Carnivora	"Almost completely terrestrial, but takes to water readily and swims well."	Podría nadar	—	Trotting	—	—	terrestrial	ambulatorio
27	<i>Genetta genetta</i>	Carnivora	"They climb trees to prey on nesting and roosting birds, but much of their food is taken on the ground."	Terrestre	—	"Arboreal and terrestrial walking and jumping"	—	—	escansorial	—
28	<i>Ichneumia albicauda</i>	Carnivora	"Basically terrestrial."	Terrestre, usualmente camina o trota.	—	Trotting	—	—	terrestrial	—
29	<i>Suricata suricatta</i>	Carnivora	"Efficient digger. Colonies on the plains may excavate their own burrows."	Buen cavador.	—	—	—	—	—	—
30	<i>Cryptoprocta ferox</i>	Carnivora	"Excellent climber and pursues lemurs through the trees."	Trepa ramas	—	—	—	—	—	—

Sigue en la página siguiente.

Ref.	Especie	Orden	Nowak 1983 (4th Ed.) (género)	Mammalian Species	Morgan 2008	Taylor 1974	Morgan y Alvarez 2013	Croft y Anderson 2008	Ercoli et al. 2012	Alvarez et al. 2013
31	<i>Crocota crocuta</i>	Carnivora	"Up to 80 km may be covered in a night's foraging."	—	—	—	—	—	cursorial	cursorial
32	<i>Nandinia binotata</i>	Carnivora	"largely arboreal and to occur mainly 10 to 30 meters above the ground in various types of forest. It was nocturnal and slept by day in a fork on a large branch, or in a bundle of lianas."	—	—	Climbing arboreal walking	—	—	arboreal	—
33	<i>Ailurus fulgens</i>	Carnivora	"Sleeps on tree, capable climber. It seems to do most feeding on the ground."	Escansorial	—	—	—	arboreal	arboreal	—
34	<i>Lontra longicaudis</i>	Carnivora	"Aquatic. They are excellent swimmers and divers. Otters swim by movements of the hind legs and tail."	Nada	—	—	—	—	acuatic	—
35	<i>Galictis cuja</i>	Carnivora	"Probably capable burrowers themselves. They are quick and agile, are good climbers and wimmers."	Adaptado a correr y trepar más que a cavar o nadar	—	—	—	—	terrestrial	ambulatorio
36	<i>Gulo gulo</i>	Carnivora	"Mainly terrestrial, the usual gait being a sort of loping gallop, but it can climb trees with considerable speed and is an excellent swimmer."	Pueden nadar y son ágiles trepadores de árboles	—	—	—	—	escansorial	ambulatorio
37	<i>Meles meles</i>	Carnivora	"Lives in a large communal burrow system."	—	—	—	—	—	fossorial	ambulatorio
38	<i>Nasua nasua</i>	Carnivora	"They forage in trees, as well as on the ground. Usually retire to a roost tree at night."	Es principalmente terrestre, pero puede subir y bajar pequeños arboles. Buen nadador.	—	—	—	arboreal	escansorial	—
39	<i>Procyon cancrivorus</i>	Carnivora	"Good climbers and swimmers."	Sin información	—	—	—	—	escansorial	ambulatorio
40	<i>Potos flavus</i>	Carnivora	"Is almost entirely arboreal."	Arborícola	—	—	—	arboreal	arboreal	—
41	<i>Conepatus chinga</i>	Carnivora	"Generally slow moving, does not ordinarily climb, may turn over the soil in a considerable area with their bare snouts and their claws when in scarch of food."	Cava ocasionalmente (genero)	—	—	—	—	fossorial	ambulatorio
42	<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Carnivora	—	Sin información	—	—	—	—	cursorial	cursorial
43	<i>Dendrohyrax arboreus</i>	Hyracoidea	"Arboreal, but frequently descends and moves about on the ground."	Arborícola	—	—	—	arboreal	—	—
44	<i>Heterohyrax brucei</i>	Hyracoidea	"Their habits are very much like those of Procavia, with which genus they occur in close association sometimes inhabiting the same rocky crevices. It is known to go up in trees sometimes in order to feed."	Ágiles trepadores y buenos saltadores	—	—	—	bounding	—	—
45	<i>Procavia capensis</i>	Hyracoidea	"It can dig burrows of its own. Is active and agile, running up steep smooth rock surfaces with ease."	Sin información	—	—	—	bounding	—	bounder
46	<i>Didelphis albiventris</i>	Didelphimorphia	"They are mainly terrestrial, moving with a slow, ambling gait, and are strong swimmers. They can climb well, with the help of the prehensile tail, and can even hang by the tail."	Emplea patrones de locomoción terrestre, arbórea y acuática (género)	—	—	—	—	escansorial	—

Diferentes clasificaciones de la muestra viviente analizada Ref., Referencia de cada especie en los análisis de componentes principales

Apéndice 2. Términos anatómicos

Nómina Anatomica Veterinaria 5 ed.	Evans y de Lahunta 2013 Miller's Anatomy of the Dog 4th Ed	Rose y Chinnery 2004 The postcranial skeleton of early Eocene rodents	Candela y Picasso 2008 Functional Anatomy of the Limbs of Erethizontidae	Shockey y Flinn 2007	Esta tesis
ESCÁPULA					
Facies costalis [medialis]	Medial or costal surface	—	—	—	Superficie medial
Fossa subscapularis	Subscapular fossa	—	—	—	Fosa subescapular
Spina scapulae	Spine of the scapula	—	—	Spine	Espina
Fossa supraspinata	Supraspinous fossa	—	—	Supraspinous fossa	Fosa supraespinosa
Fossa infraspinata	Infraspinous fossa	—	—	Infraspinous fossa	Fosa infraespinosa
Acromion	Acromion	—	—	Acromion	Acromion
Margo dorsalis	Dorsal border	—	—	—	Borde vertebral
Margo caudalis	Caudal border	—	—	Lateral border	Borde posterior
Margo cranialis	Cranial border	—	—	Anterior border	Borde anterior
Angulus caudalis	Caudal angle	—	—	—	Angulo posterior
Angulus ventralis	Ventral angle	—	—	—	Angulo ventral
Angulus cranialis	Cranial angle	—	—	—	Angulo anterior
Cavitas glenoidalis	Glenoid cavity	Glenoid fossa	—	Glenoid fossa	Cavidad glenoidea
Collum scapulae	—	—	—	—	Cuello
Tuberculum supraglenoidale	Supraglenoid tuberosity	supraglenoid tubercle	—	—	Tuberculo supraglenoideo
Processus coracoideus	Coracoid process	coracoid process	—	—	Proceso coracoideo
—	—	—	—	Scapular blade	Lámina
—	—	—	—	—	Escotadura mayor
HUMERO					
Caput humeri	Head	Head	Humeral head	—	Cabeza humeral
Collum humeri	Neck	—	—	—	Cuello
Tuberculum majus	Greater tubercle	Greater tuberosity	Greater tuberosity	Greater tubercle	Tuberosidad mayor
Tuberculum minus	Lesser tubercle	Lesser tuberosity	lesser tuberosity	lesser tubercle	Tuberosidad menor
Sulcus intertubercularis	Intertubercular groove	—	bicipital groove	—	Surco bicipital
Tuberositas deltoidea	Deltoid tuberosity	deltoid ridge/deltopectoral crest	deltopectoral crest, deltoid ridge & pectoral ridge	Lateral (deltoid) crest	Tuberosidad deltoidea (puede proyectarse en una cresta deltoidea)
Crista supracondylaris lateralis	Lateral supracondylar crest	lateral epicondylar ridge	lateral epicondylar ridge	Supinator crest	Cresta supracondilar
Capitulum humeri	Capitulum humeri	Capitulum	capitulum	Capitulum	Capítulo
Trochlea humeri	Trochlea humeri	trochlea	trochlea	—	Tróclea
Fossa olecrani	Olecranon fossa	—	olecranon fossa	Olecranon fossa	Fosa olecraneana
Fossa coronoidea	—	—	coronoid fossa	Ulnar fossa	Fosa coronoidea
Fossa radialis	Radial fossa	—	Radial fossa	Radial fossa	Fosa radial
Foramen supratrochleare (ca)	—	—	—	Entepicondylar foramen	Foramen entepicondilar
Epicondylus medialis	Medial epicondyle	entepicondyle	entepicondyle (medial epicondyle)	Medial epicondylar process	Entepicóndilo
Foramen supracondylare (fe)	Supratrochlear foramen	entepicondylar foramen	—	—	Foramen supratroclear
—	—	—	capitular tail	—	Reborde capitular

Sigue en la página siguiente.

Nómina Anat. Vet. 5 ed.	Evans y de Lahunta 2013	Rose y Chinnery 2004	Candela y Picasso 2008	Shockey y Flinn 2007	Esta tesis
—	—	—	medial lip of the trochlea	Medial flange	Labio medial de la tróclea
Epicondylus lateralis	Lateral epicondyle	—	ectepicondyle (=lateral epicondyle)	—	Ectepicóndilo
—	—	—	“beak”	—	Pico
RADIO					
Caput radii	Head	Head	Radial head	—	Cabeza radial
Fovea capitis radii	Articular fovea	fossa for the capitulum	Fossa for the capitulum	—	fóvea
Circumferentia articularis	Articular circumference	ulnar facet	ulnar facet	Ulnar facet	Circunferencia articular
Tuberositas radii	Radial tuberosity	bicipital tuberosity	bicipital tuberosity	—	Tuberosidad bicipital
Facies articularis carpea	Distal articular surface	—	—	—	Carilla articular carpal
Processus styloideus	Styloid process	styloid process	—	—	Proceso estiloides
—	—	capitular eminence	capitular eminence	Capitular eminence	Eminencia capitular
ULNA					
Olecranon	Olecranon	olecranon	Olecranon	Olecranon	Olécranon
Tuber olecrani	—	—	Olecranon process	Olecranon process	Proceso olecraneano
Processus anconeus [anconaeus]	Anconeal process	—	Anconeal process (beak of the olecranon)	—	Proceso ancóneo
Processus coronoideus medialis	Medial coronoid process	coronoid process (?)	coronoid process (?)	coronoid process (?)	Proceso coronoideo medial
Processus coronoideus lateralis	Lateral coronoid process	—	—	—	Proceso coronoideo lateral
Incisura trochlearis	Trochlear notch	semilunar notch/ trochlear notch	Trochlear notch	Trochlear notch	Escotadura troclear
Incisura radialis	Radial notch	radial notch	radial notch	Radial notch	Escotadura radial
Circumferentia articularis	Articular circumference	—	—	—	Circunferencia articular
Processus styloideus	Styloid process	—	—	Styloid process	Proceso estiloides
Facies articularis carpea	—	—	—	—	Carilla articular carpal
—	—	crest (associated with m. pronatus quadratus)	—	Pronator crest	Cresta para el <i>pronator quadratus</i>
HUESO COXAL					
Os coxae	Hip bone	—	—	—	hueso coxal
Acetabulum	Acetabulum	Acetabulum	—	—	Acetábulo
Incisura acetabuli	Notch	—	—	—	Escotadura acetabular
Os ilium	Ilium	—	—	—	Ilion
Area lateralis m. recti femoris	Area for the origin of the rectus femoris	—	—	—	Tubérculo para el origen del <i>rectus femoris</i>
Crista iliaca	Iliac crest	—	—	—	Cresta iliaca
Facies glutea [glutaea]	Gluteal surface	Gluteal surface	—	—	Fosa glútea (dividida en fosa glútea dorsal y ventral en Caviioidea; García-Esponda y Candela, 2010)
Facies iliaca	Iliac surface	Iliac surface	—	—	Fosa ilíaca
Linea arcuata	Arcuate line	—	—	—	Eminencia iliopúbica.

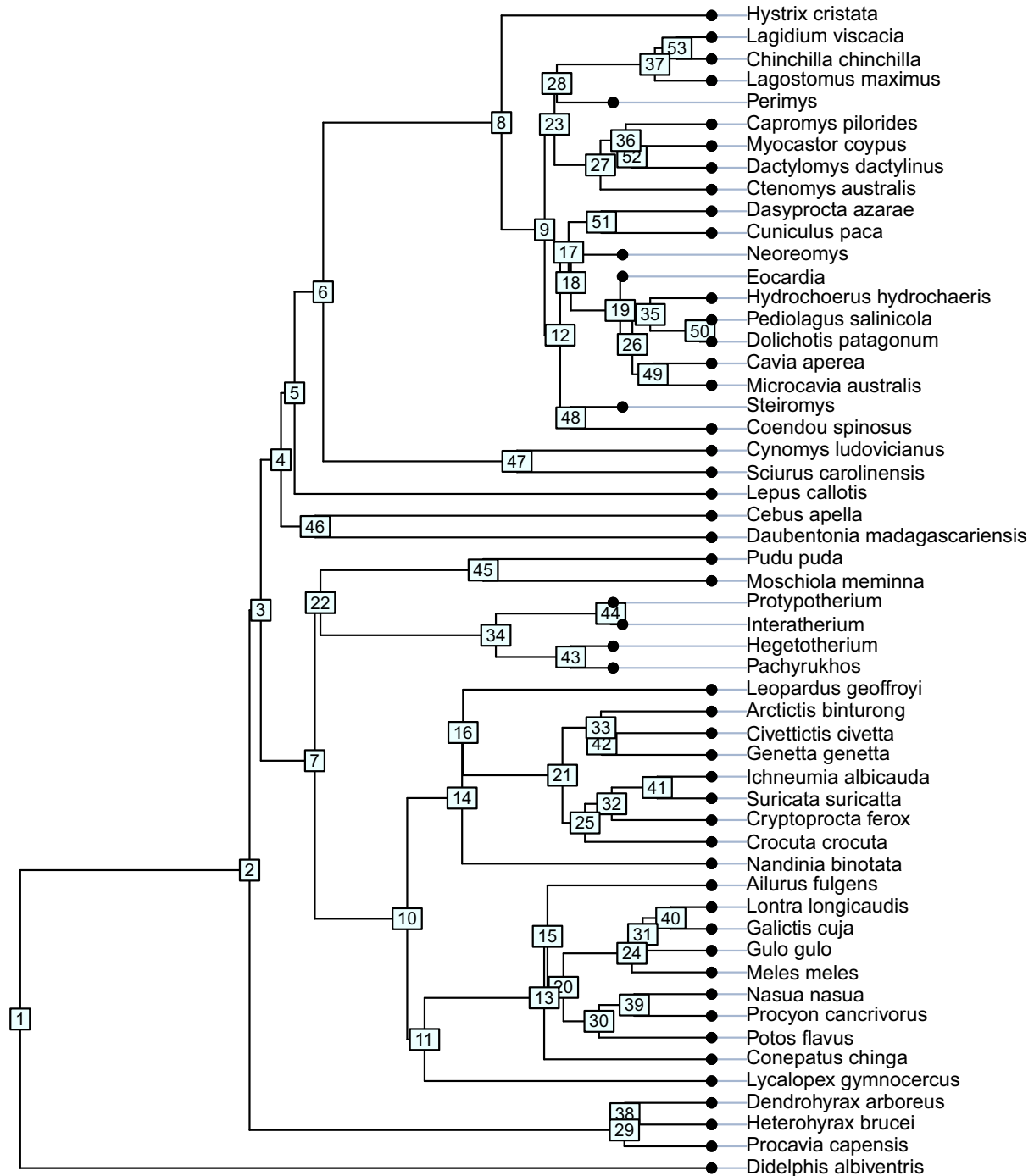
Sigue en la página siguiente.

Nómina Anat. Vet. 5 ed.	Evans y de Lahunta 2013	Rose y Chinnery 2004	Candela y Picasso 2008	Shockey y Flinn 2007	Esta tesis
Os ischii	Ischium	—	—	—	Isquion
Tuber ischiadicum	Ischiatic tuberosity	—	—	—	tuberosidad isquiática
Os pubis	Pubis	—	—	—	Pubis
FEMUR					
Caput ossis femoris	Head	Head	Femoral head	Head	Cabeza femoral
Fovea capitis	Fovea	—	Fovea capitis femoris	—	Fovea capitis
Collum ossis femoris	Neck	—	—	—	Cuello
Trochanter major	Greater trochanter	Greater trochanter	Greater trochanter	—	Trocánter mayor
Trochanter minor	Lesser trochanter	Lesser trochanter	Lesser trochanter	Lesser trochanter	Trocánter menor
Trochanter tertius	Third trochanter	Third trochanter	Third trochanter	Third trochanter	Tercer trocánter
Condylus medialis	Medial condyle	Medial condyle	Medial condyle	—	Cóndilo medial
Epicondylus medialis	Medial epicondyle	—	—	—	Epicóndilo medial
Condylus lateralis	Lateral condyle	Lateral condyle	Lateral condyle	—	Cóndilo lateral
Epicondylus lateralis	Lateral epicondyle	—	—	—	Epicóndilo lateral
Trochlea ossis femoris	Femoral trochlea/patellar surface	Patellar groove	Femoral trochlea/patellar groove	—	Surco patelar
TIBIA					
Facies articularis proximalis	Proximal articular surface	—	—	—	Carilla articular proximal
Condylus medialis	Medial condyle	—	Medial condyle	—	Cóndilo medial
Condylus lateralis	Lateral condyle	Lateral condyle	Lateral condyle	—	Cóndilo lateral
Tuberculum intercondylare mediale	Medial intercondylar tubercle	—	Intercondylar tubercules (or tibial spines)	—	Tubérculo intercondilar medial
Tuberculum intercondylare laterale	Lateral intercondylar tubercle	—	Intercondylar tubercules (or tibial spines)	—	Tubérculo intercondilar lateral
Tuberositas tibiae	Tibial tuberosity	—	Tibial tuberosity	—	Tuberosidad tibial
Margo cranialis	Cranial border (formerly called the tibial crest)	Tibial crest (para mí, la cresta es una parte del borde)	Tibial crest (=cnemial crest)	—	Cresta tibial
Cochlea tibiae	Cochlea tibiae	—	articular surface for the astragalar trochlea (?)	—	Carilla astragalar
Malleolus medialis	Medial malleolus	Medial malleolus	Medial malleolus	—	Maléolo medial
Sulcus malleolaris	—	Groove for tendon of flexor digitorum tibialis (?)	Groove for tendon of flexor digitorum tibialis (?) separa maleolo de proceso posterior	—	Surco maleolar
x	—	Posterior proces	Posterior proces	—	Proceso posterior
—	—	Groove for tendon of flexor digitorum fibularis (?)	Groove for tendon of flexor digitorum fibularis (?)	—	surco para el <i>flexor digitorum fibularis</i>
x	—	Tibialis anterior fossa (fosa en borde lat. Prox)	Tibial lateral fossa	—	Fosa lateral

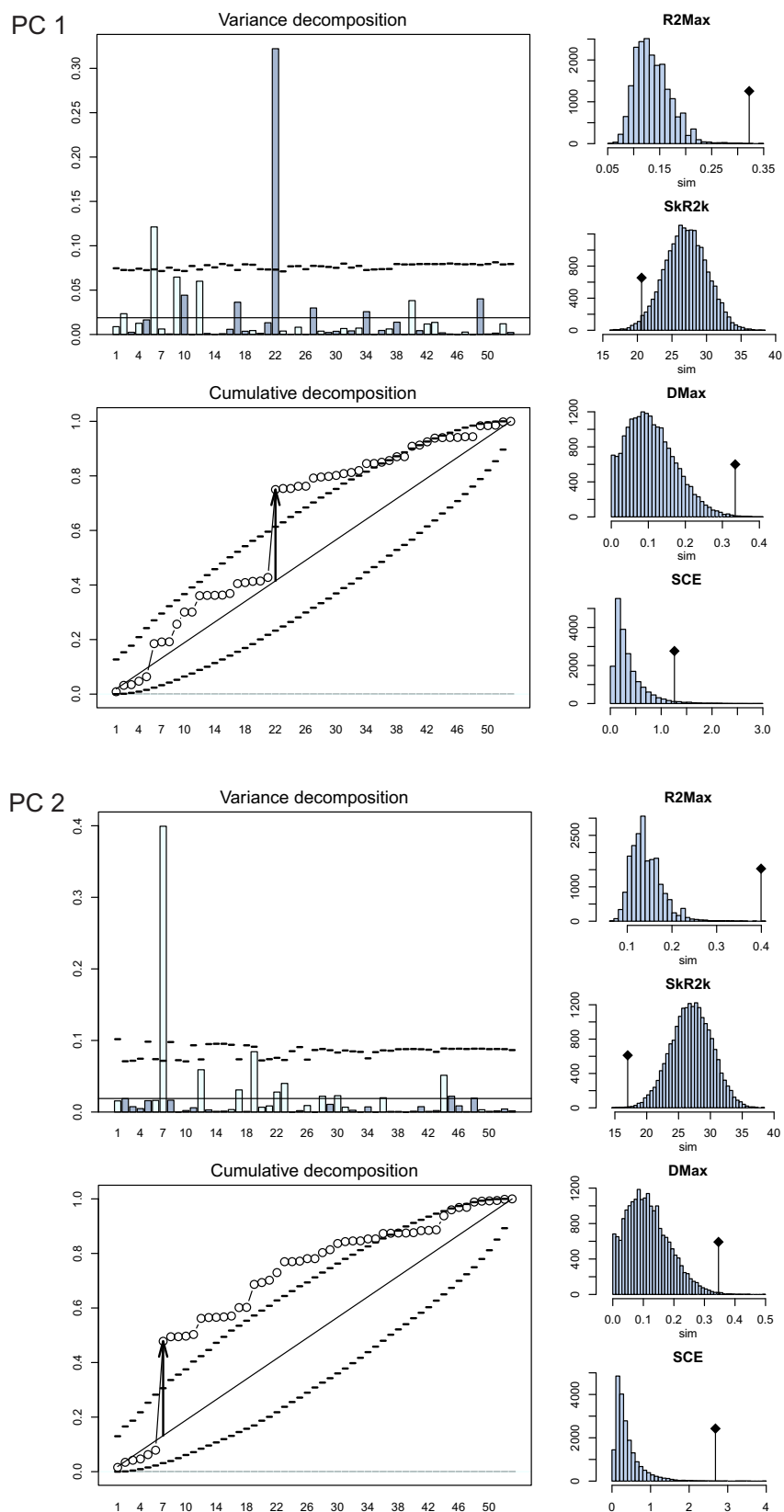
Apéndice 3. Descomposición ortogonal de la varianza de cada análisis en relación al árbol combinado utilizado.

Análisis de señal filogenética en la carilla articular de la escápula

Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.

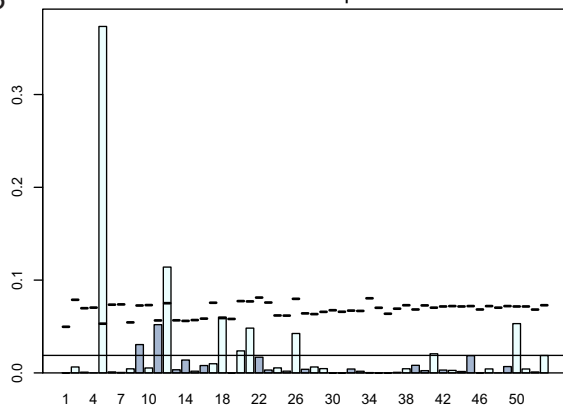


Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.

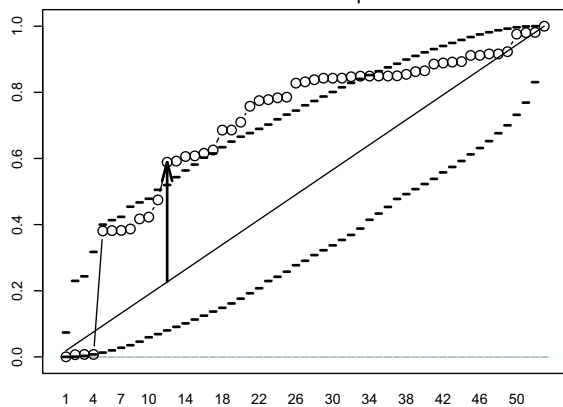


PC 3

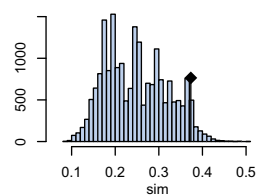
Variance decomposition



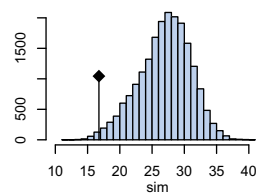
Cumulative decomposition



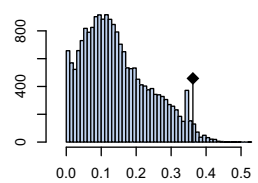
R2Max



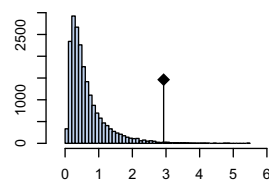
SkR2k



DMax

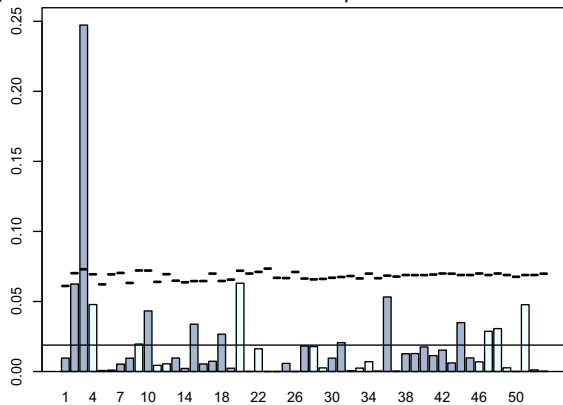


SCE

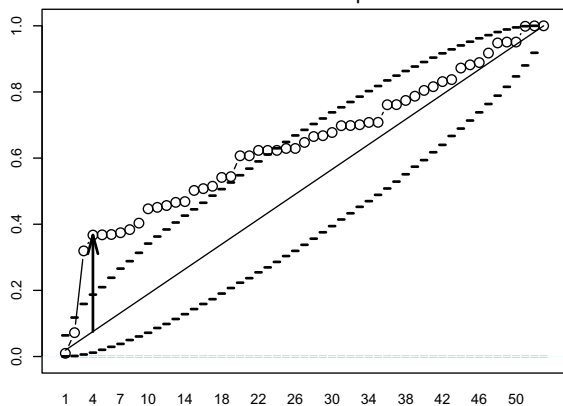


PC 4

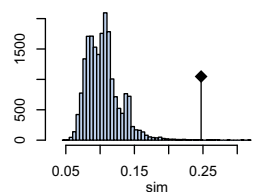
Variance decomposition



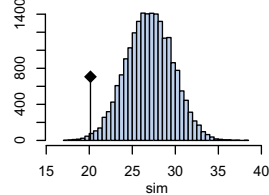
Cumulative decomposition



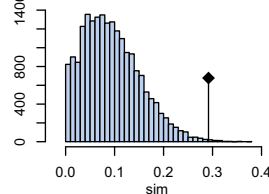
R2Max



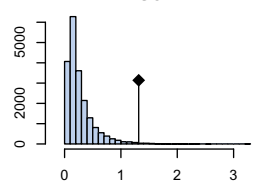
SkR2k



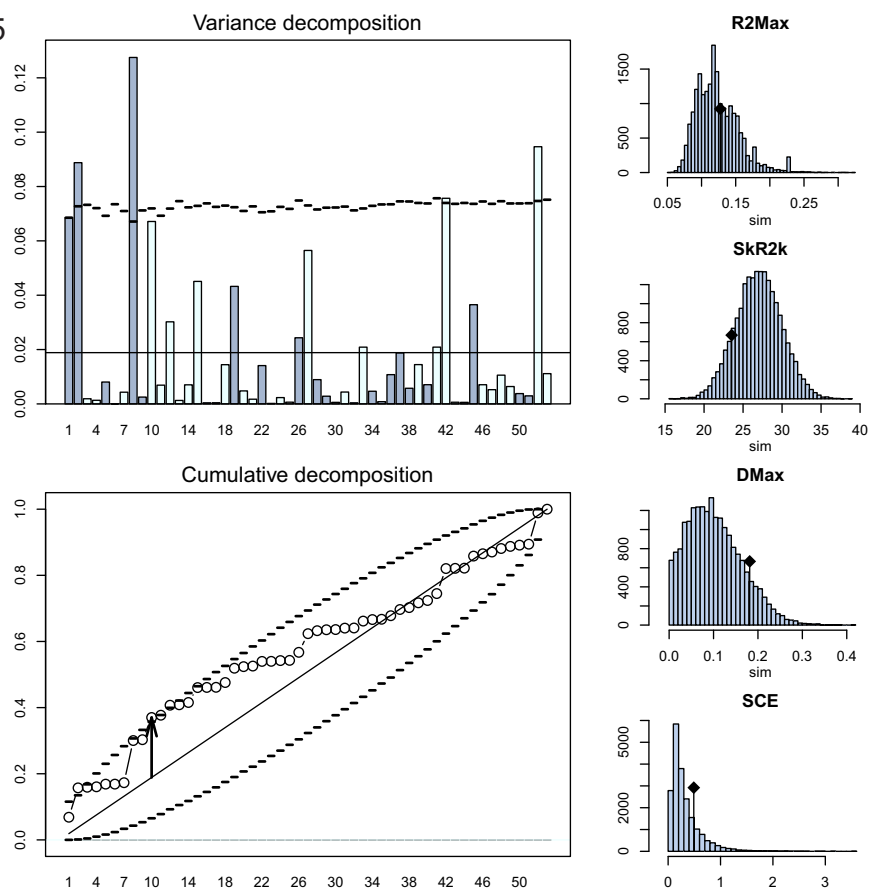
DMax



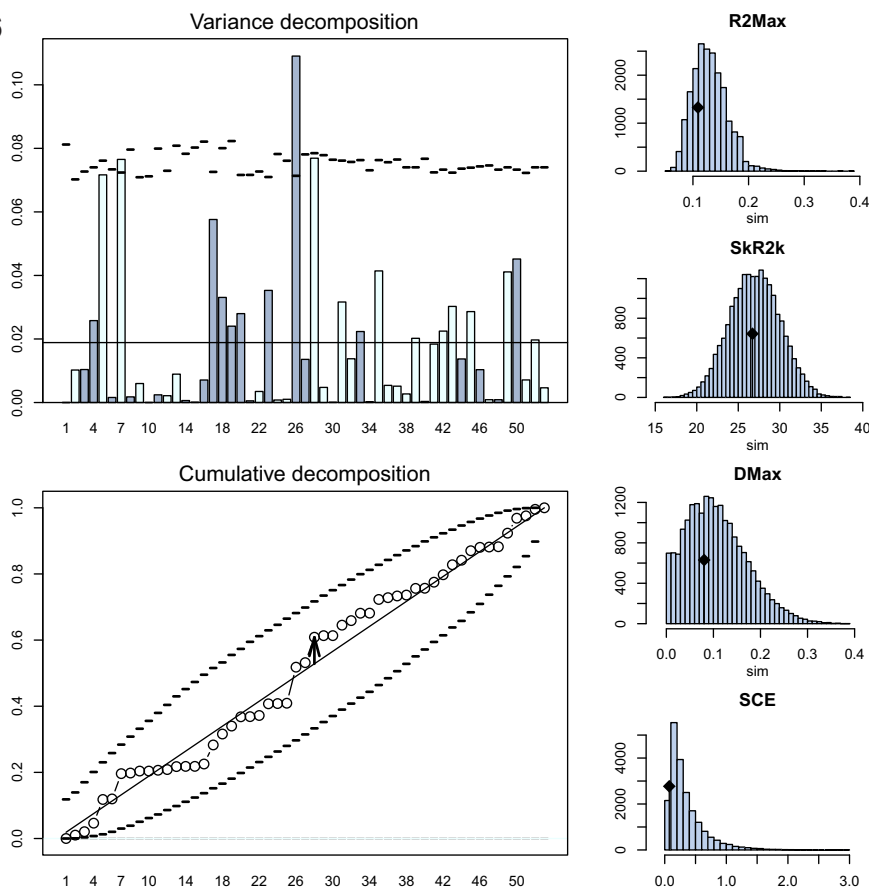
SCE



PC 5

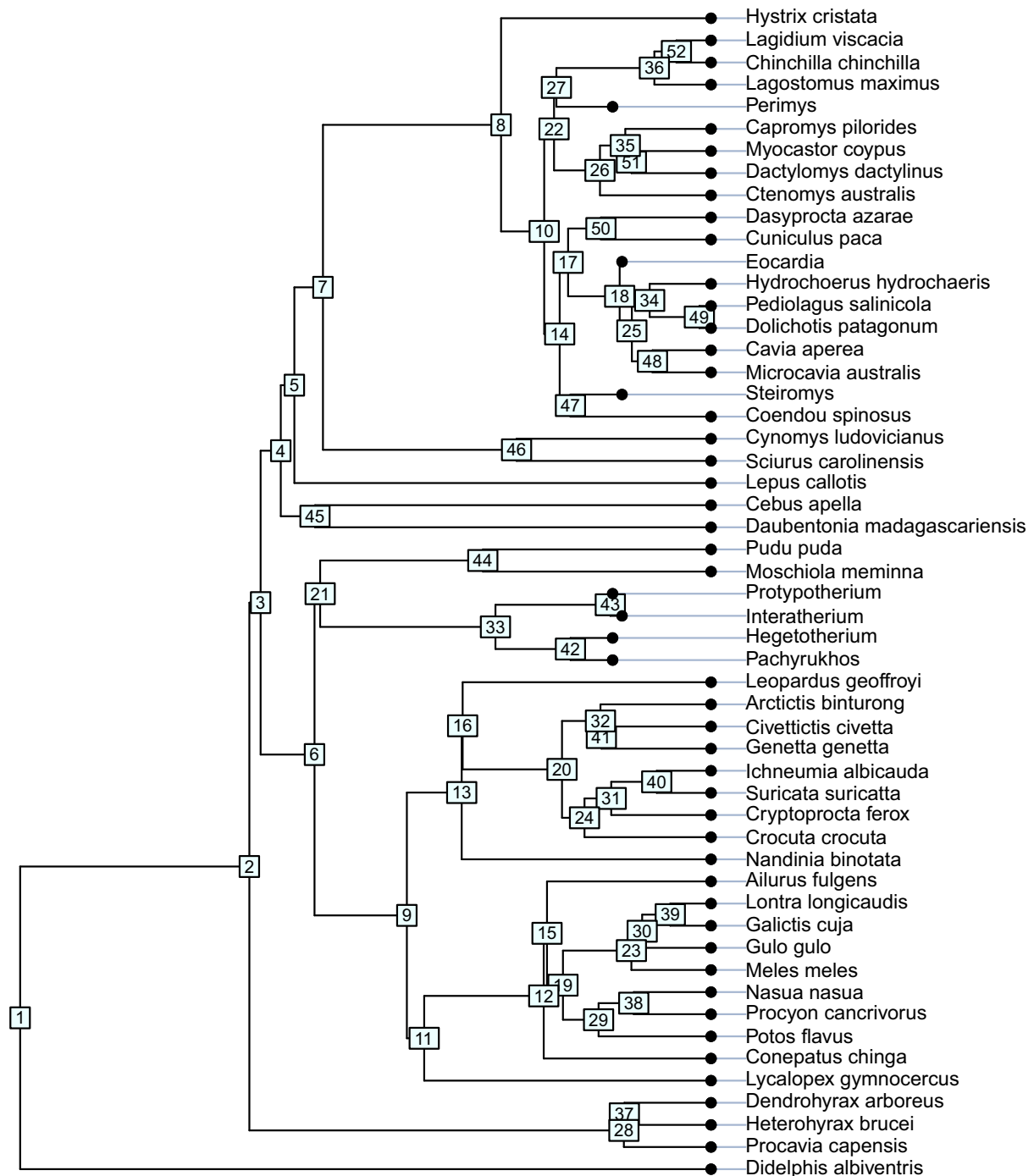


PC 6

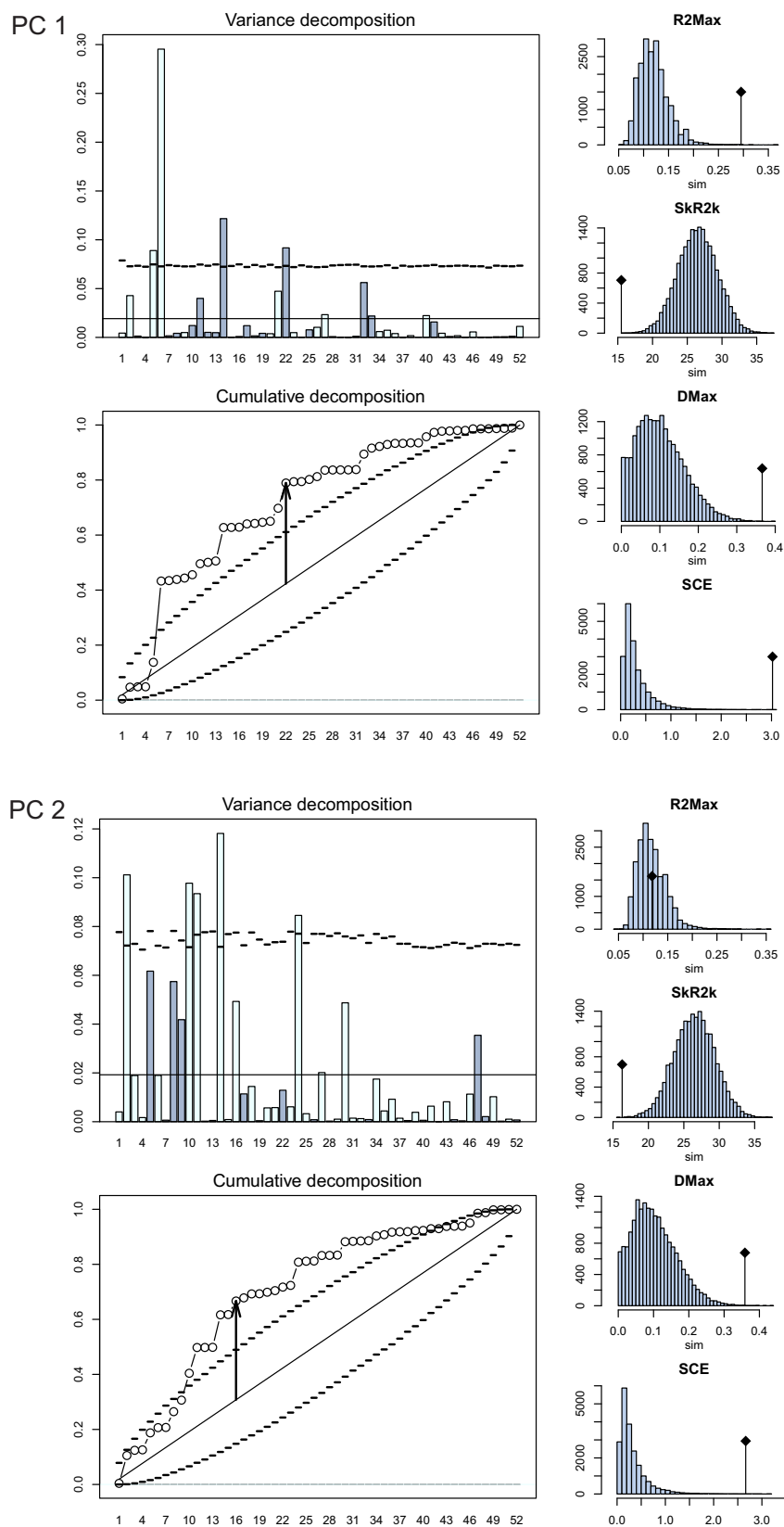


Análisis de señal filogenética en la carilla articular proximal del húmero

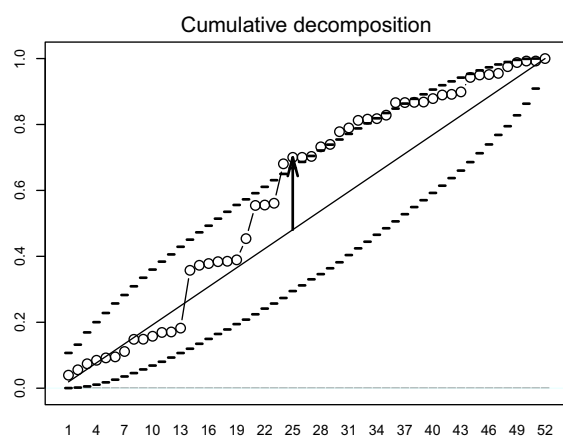
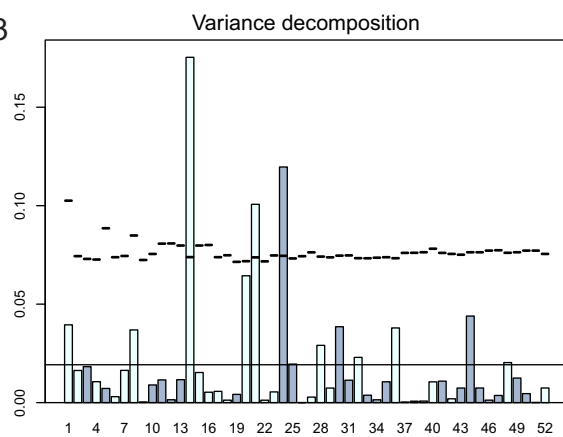
Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.



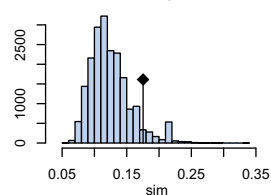
Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.



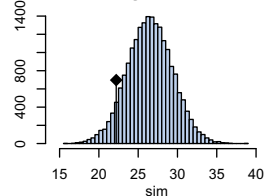
PC 3



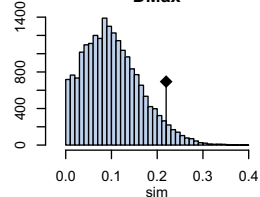
R2Max



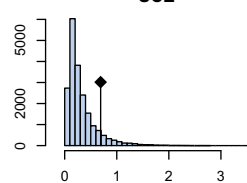
SkR2k



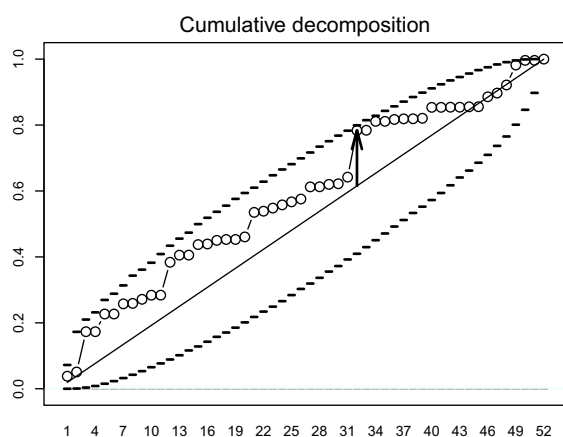
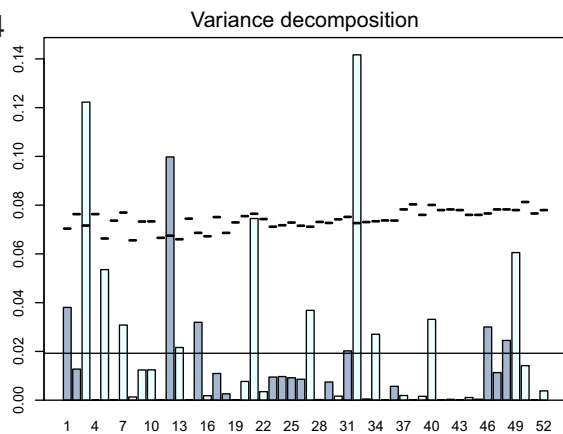
DMax



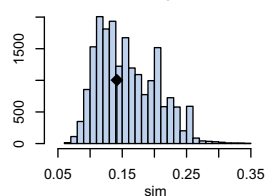
SCE



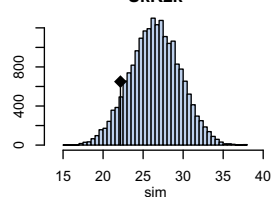
PC 4



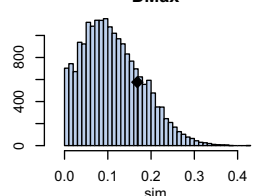
R2Max



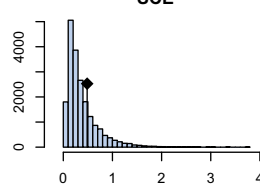
SkR2k



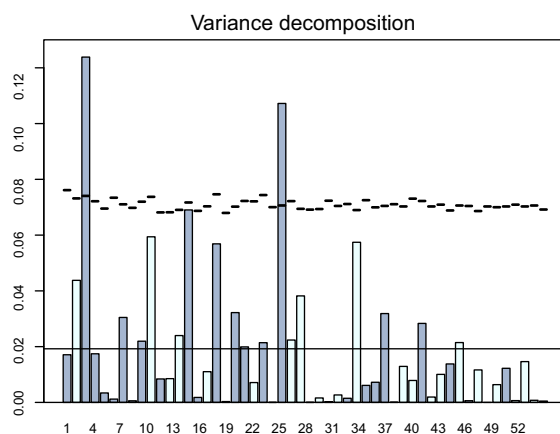
DMax



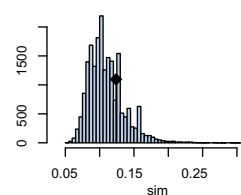
SCE



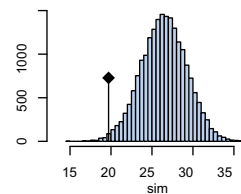
PC 5



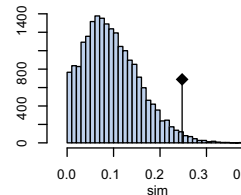
R2Max



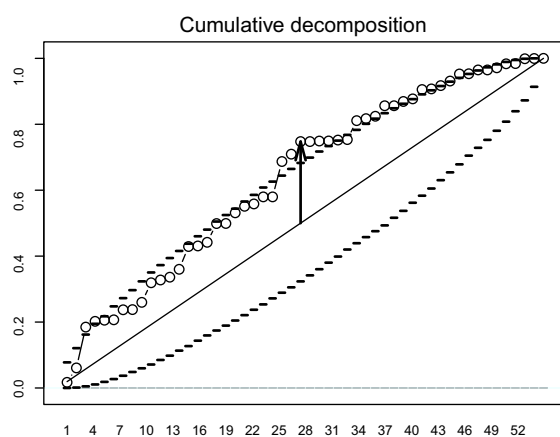
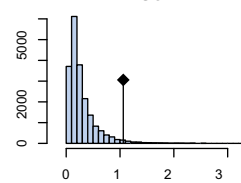
SkR2k



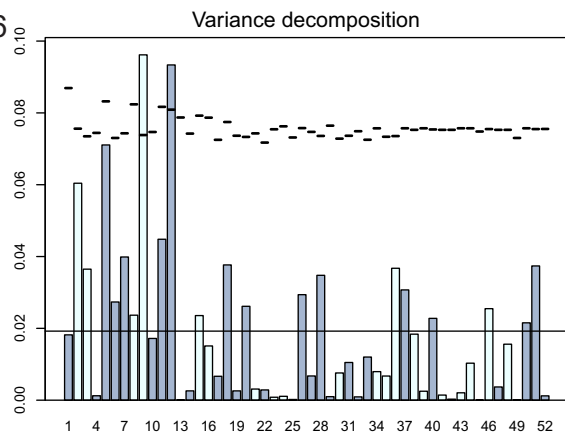
DMax



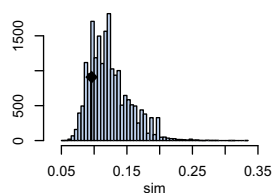
SCE



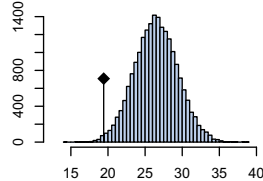
PC 6



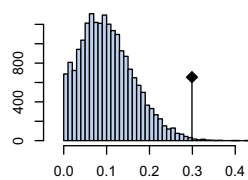
R2Max



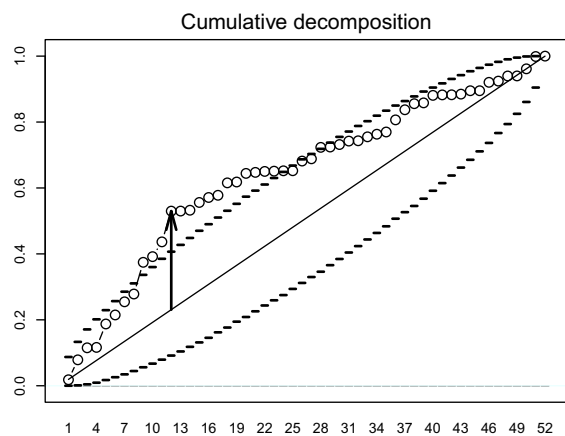
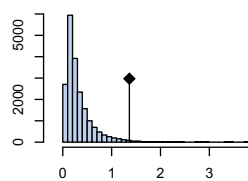
SkR2k



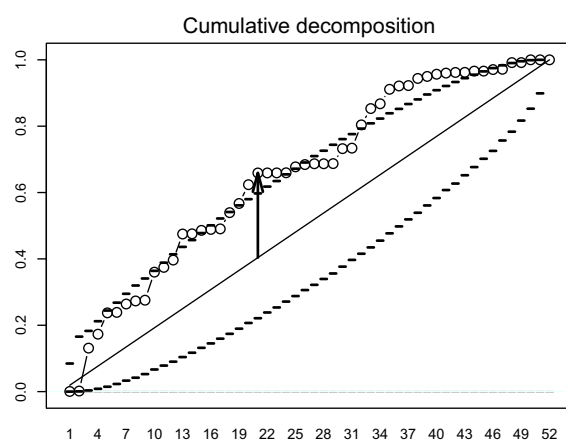
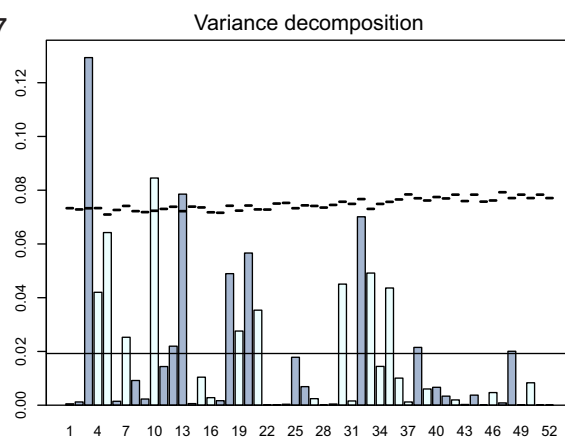
DMax



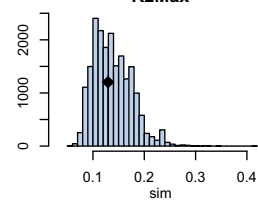
SCE



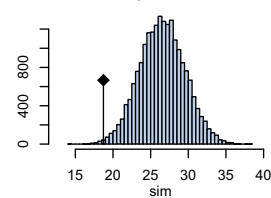
PC 7



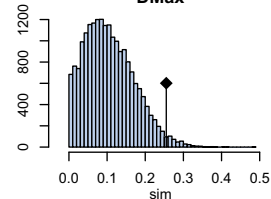
R2Max



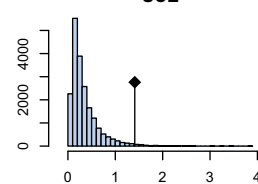
SkR2k



DMax

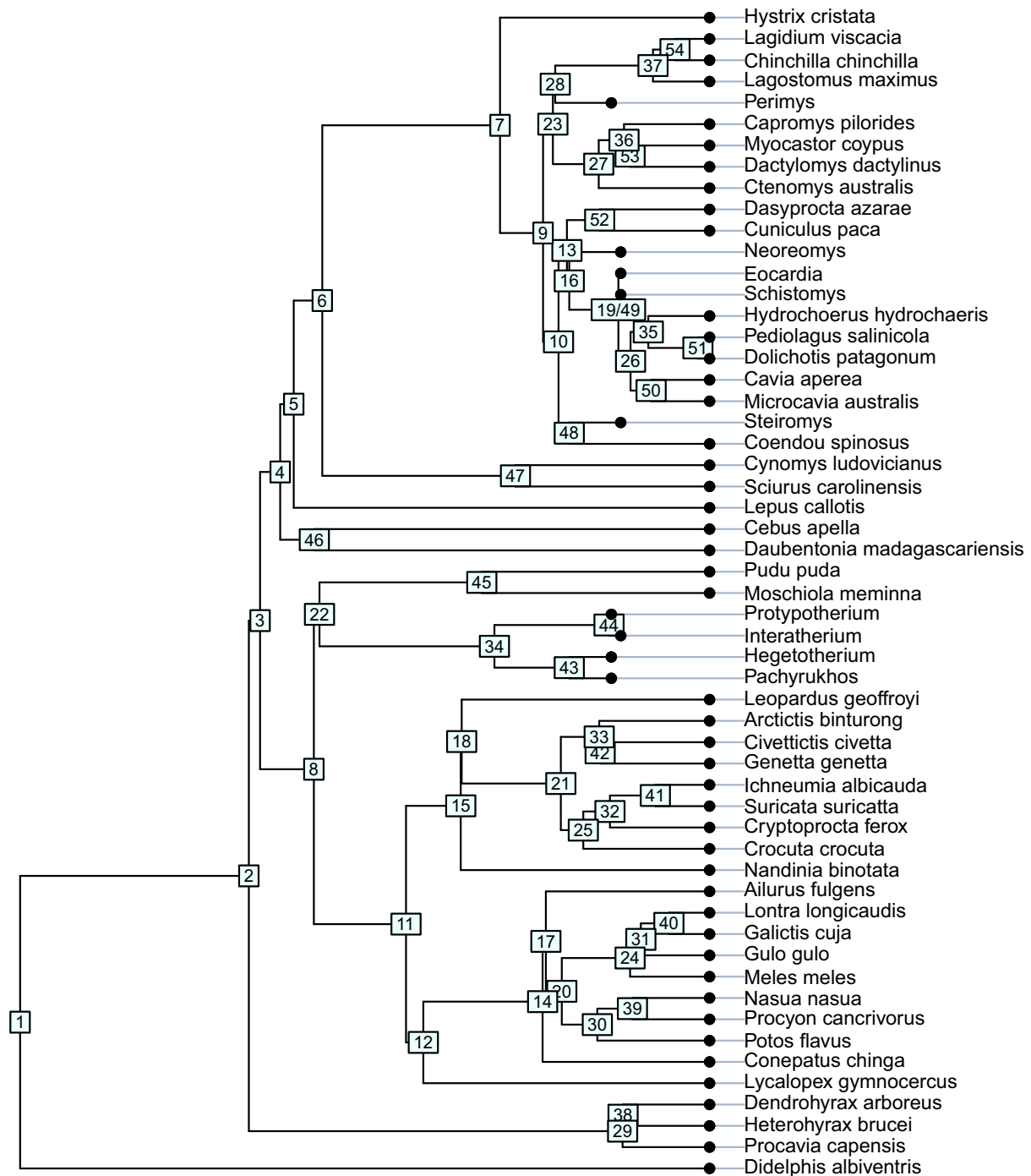


SCE

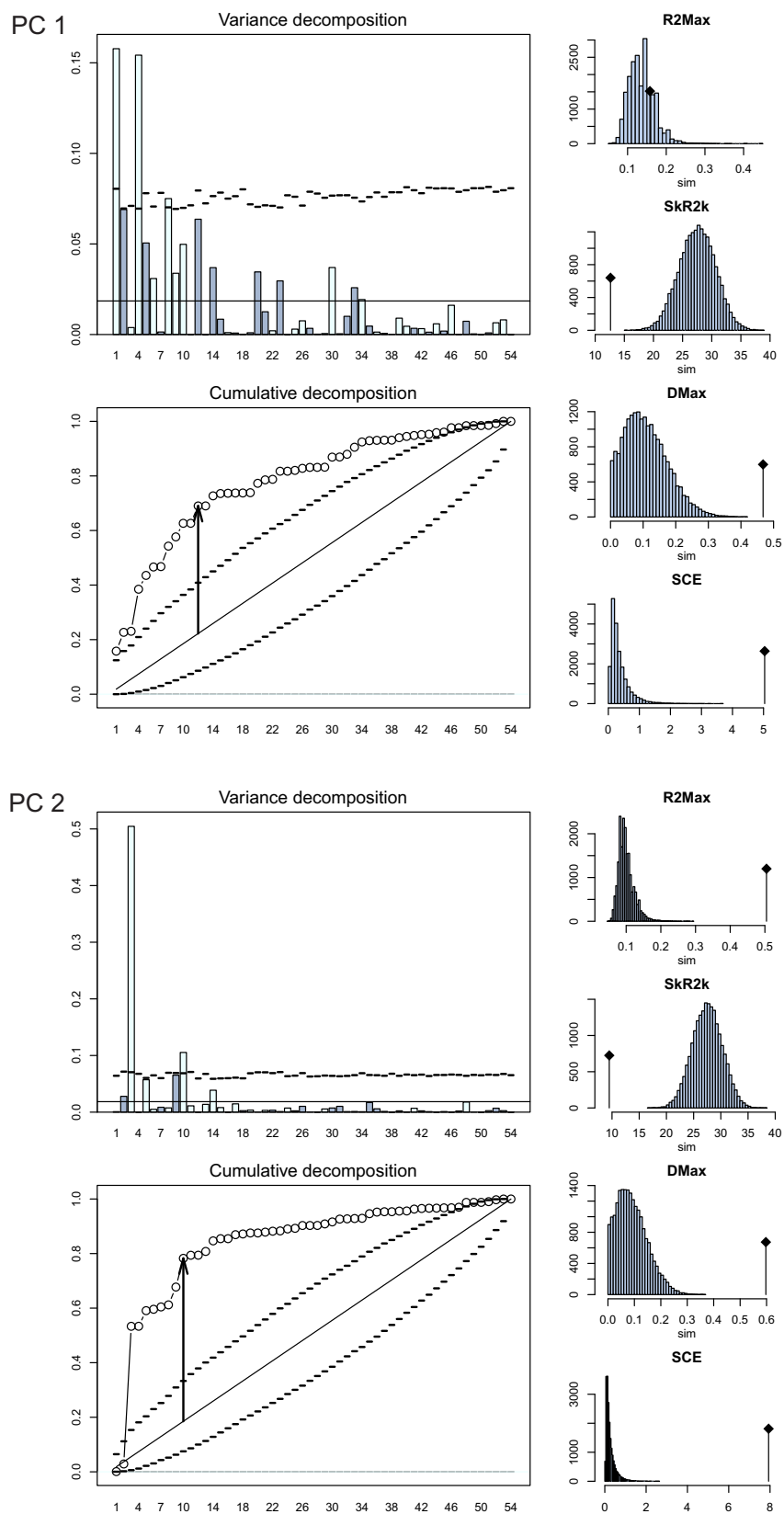


Análisis de señal filogenética en la carilla articular distal del húmero

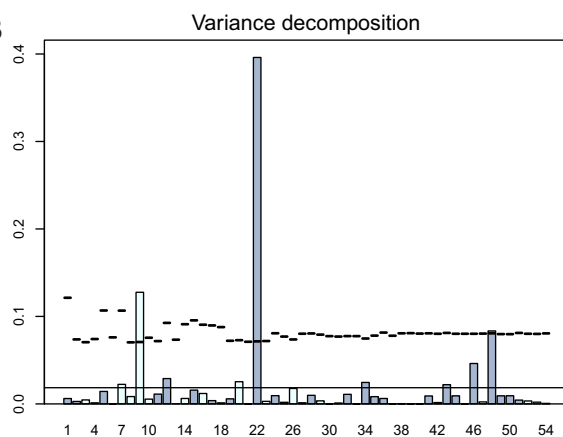
Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.



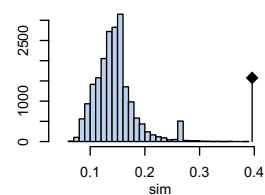
Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.



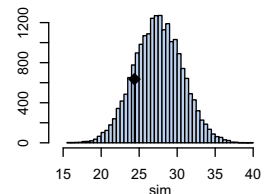
PC 3



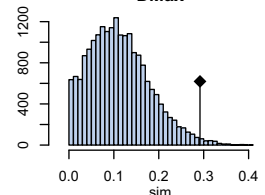
R2Max



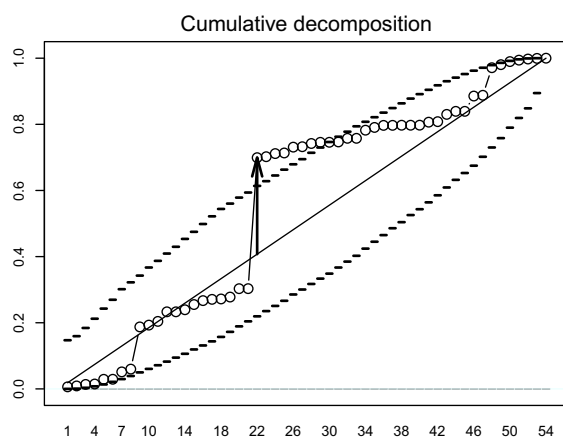
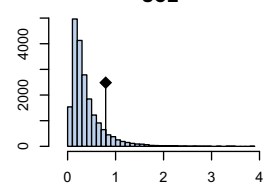
SkR2k



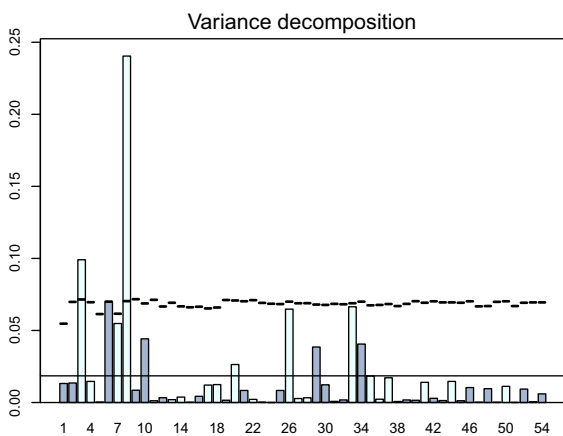
DMax



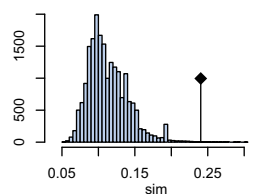
SCE



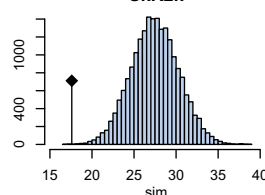
PC 4



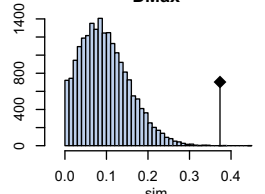
R2Max



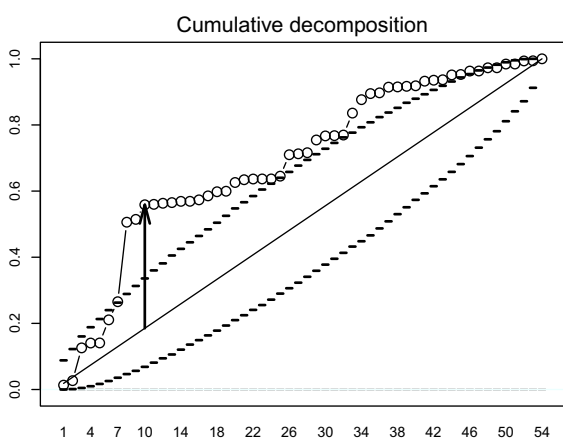
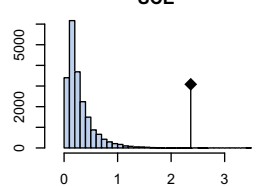
SkR2k

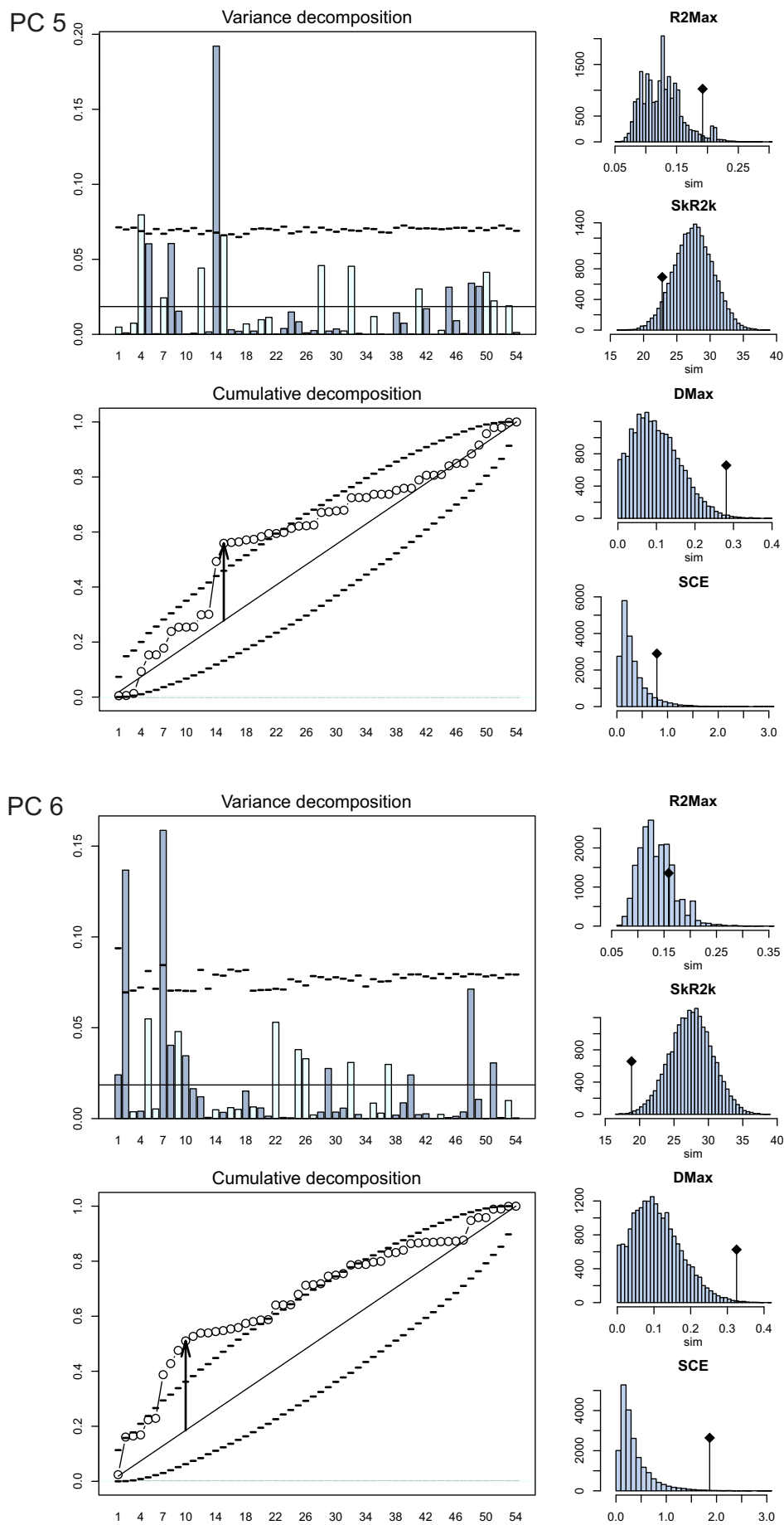


DMax

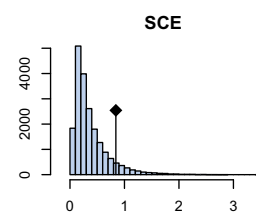
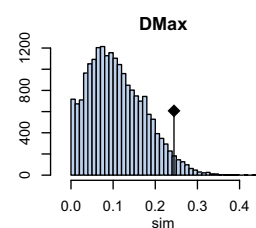
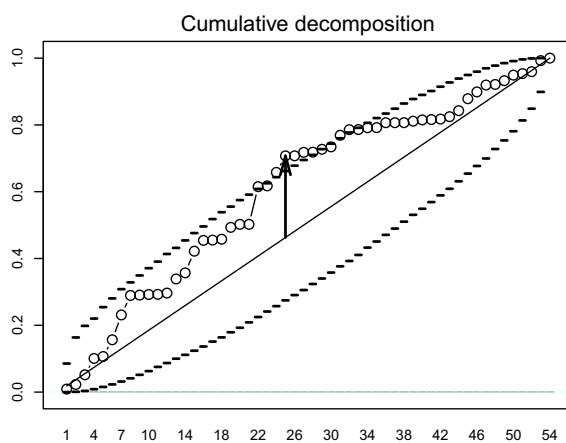
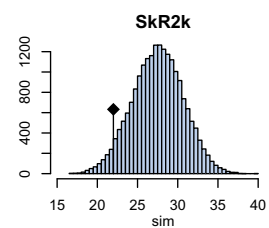
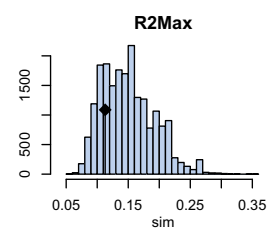
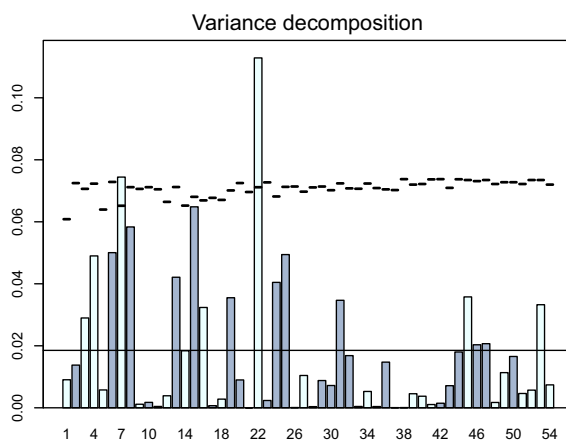


SCE



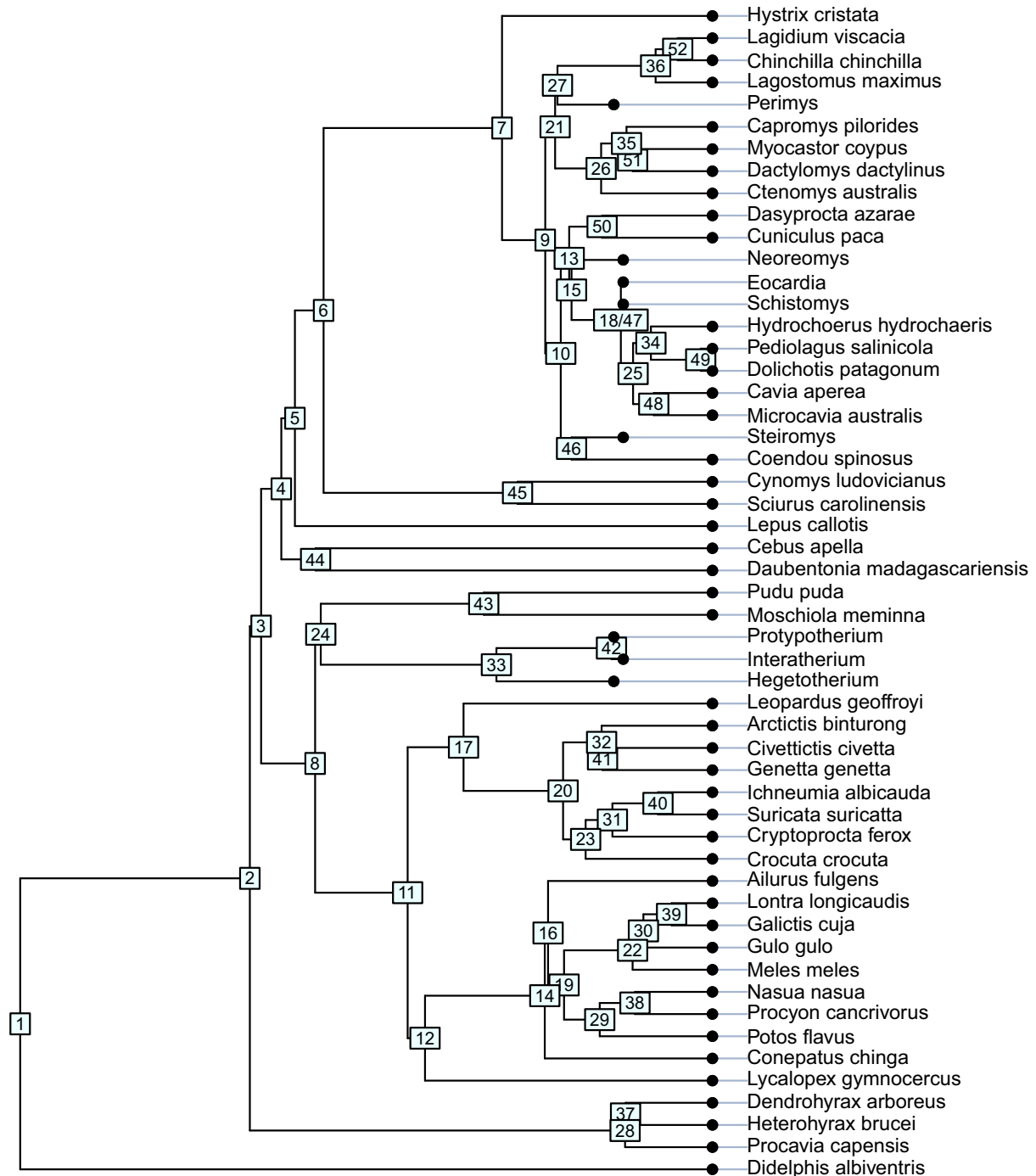


PC 7

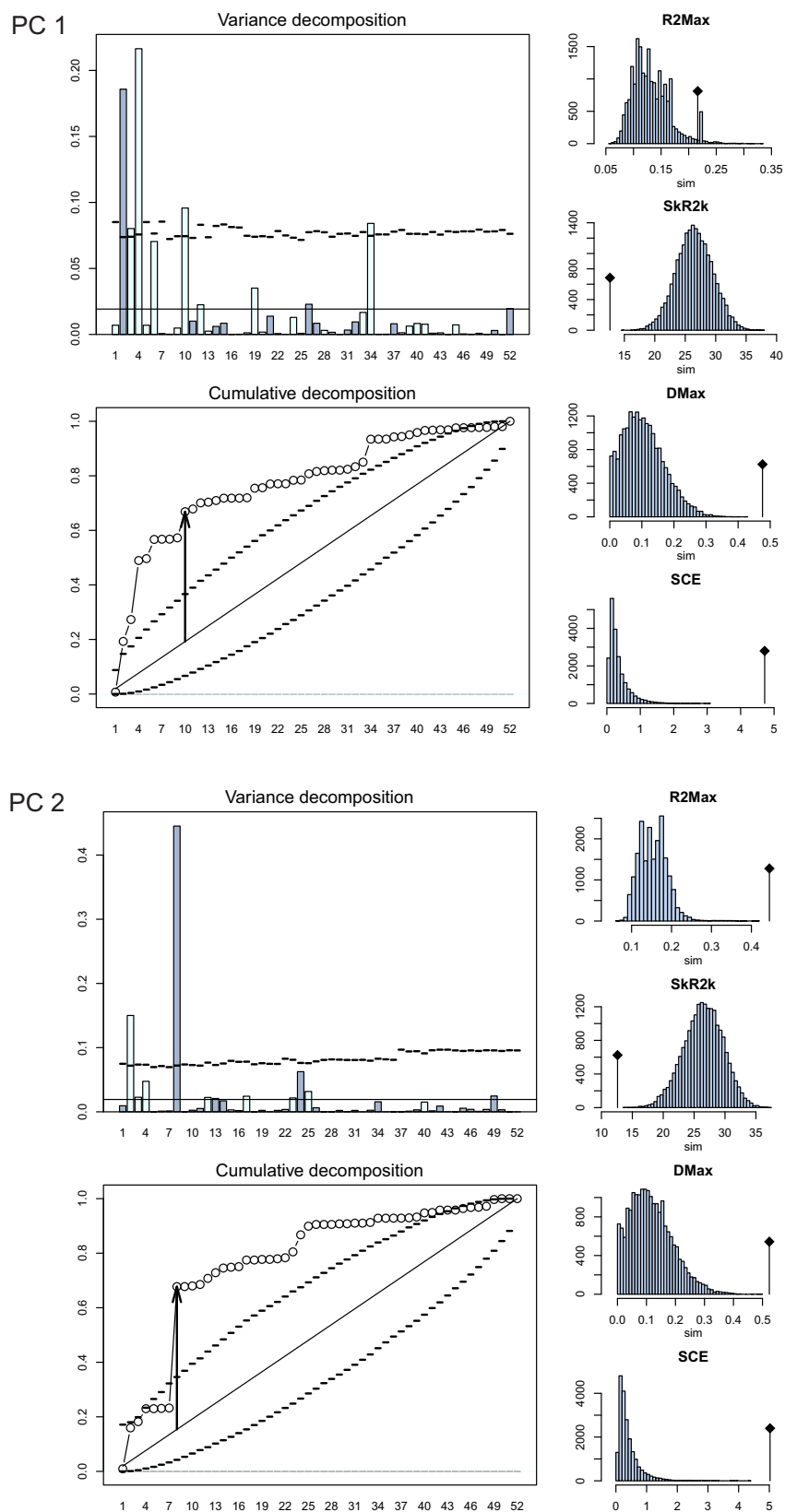


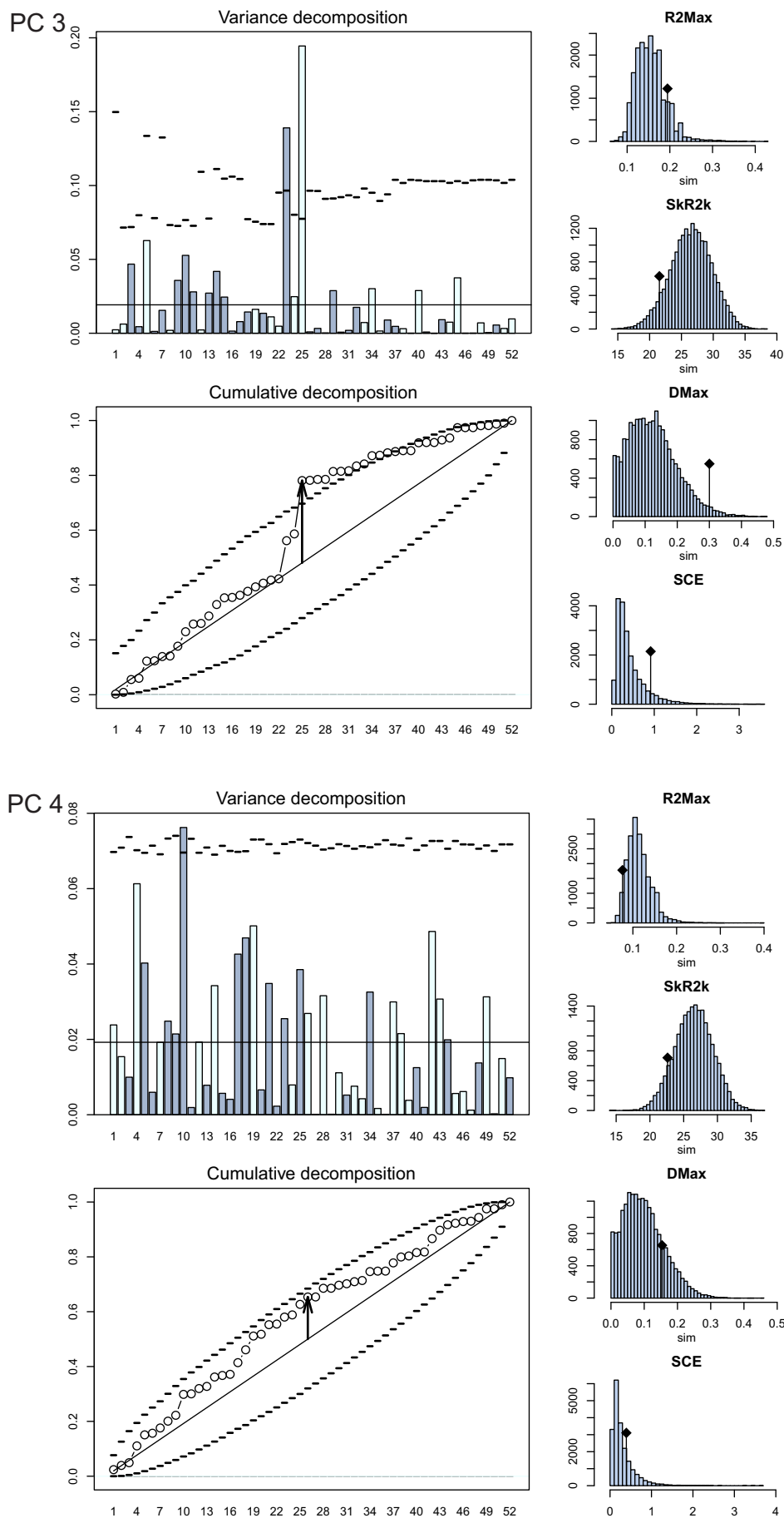
Análisis de señal filogenética en la carilla articular proximal del radio

Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.

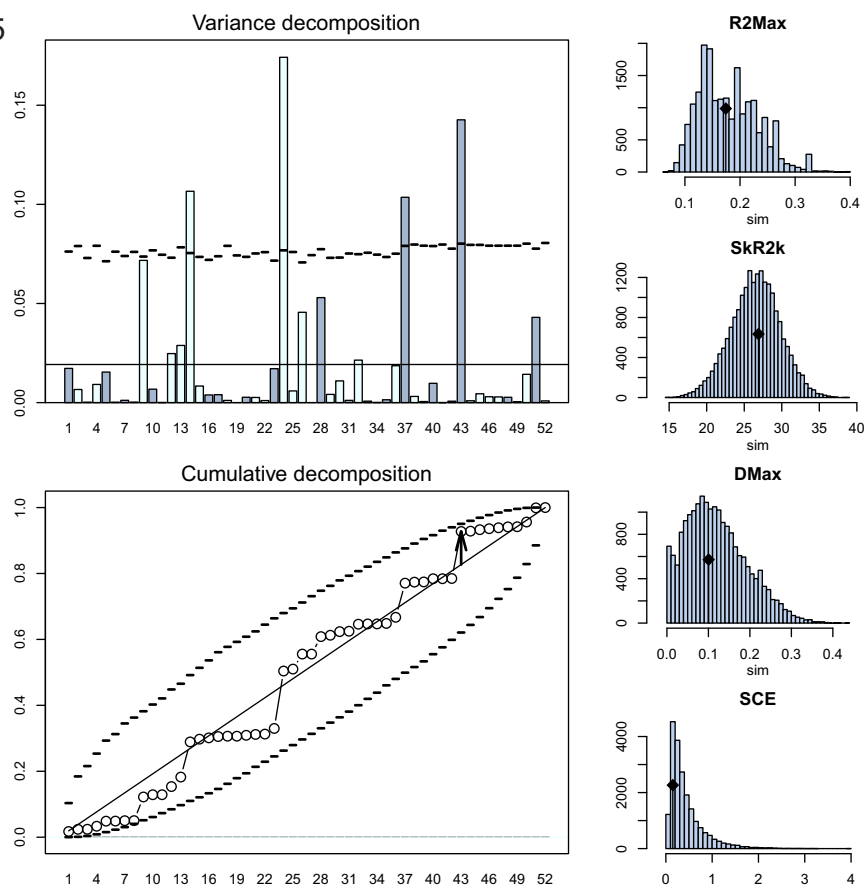


Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.

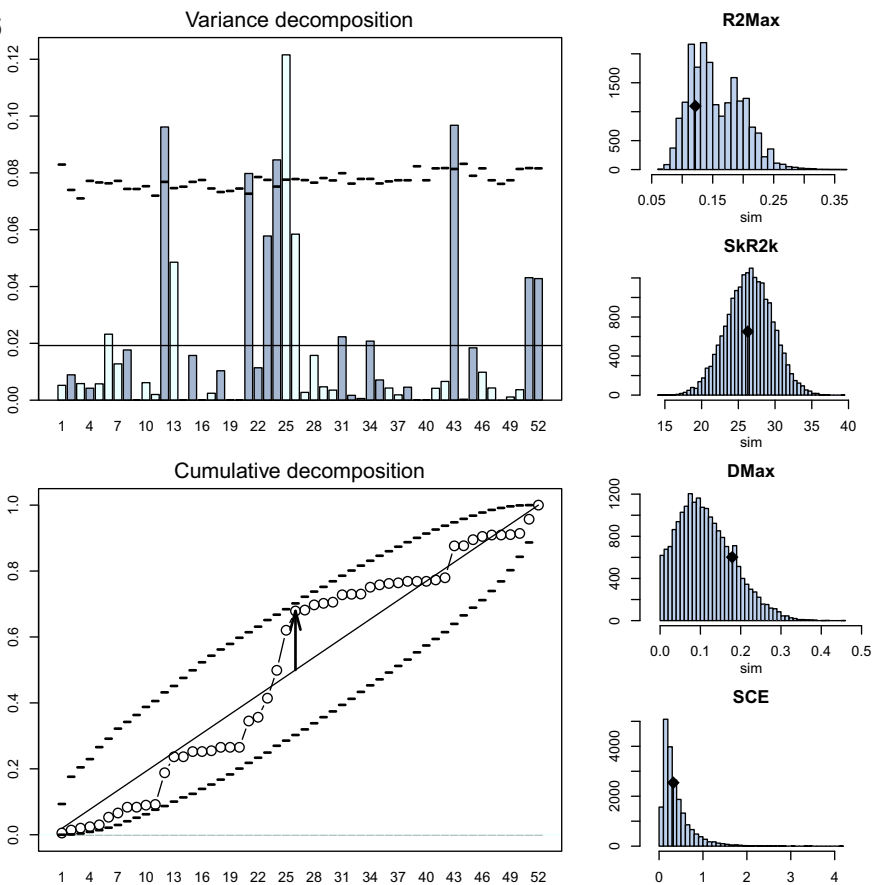




PC 5

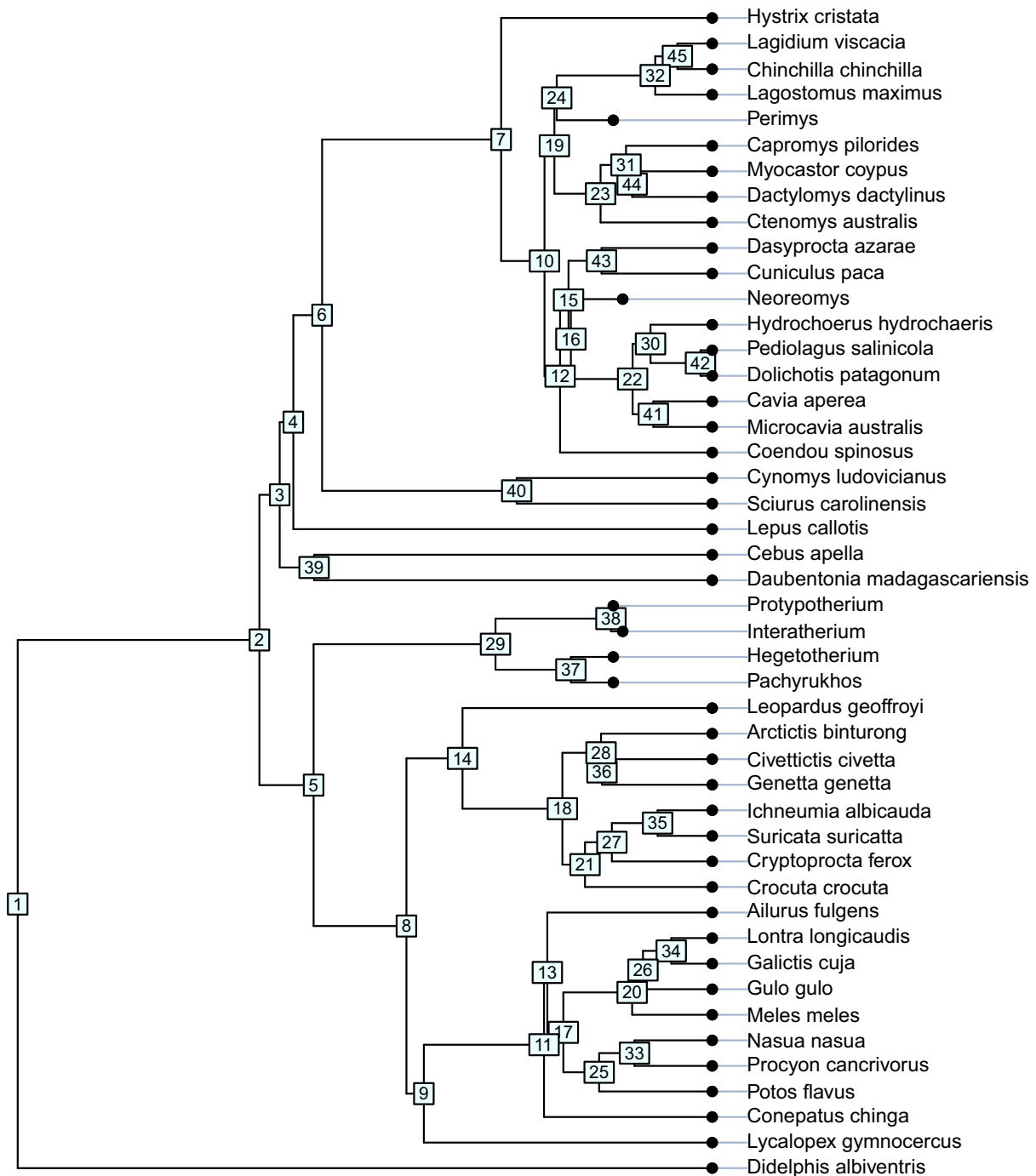


PC 6

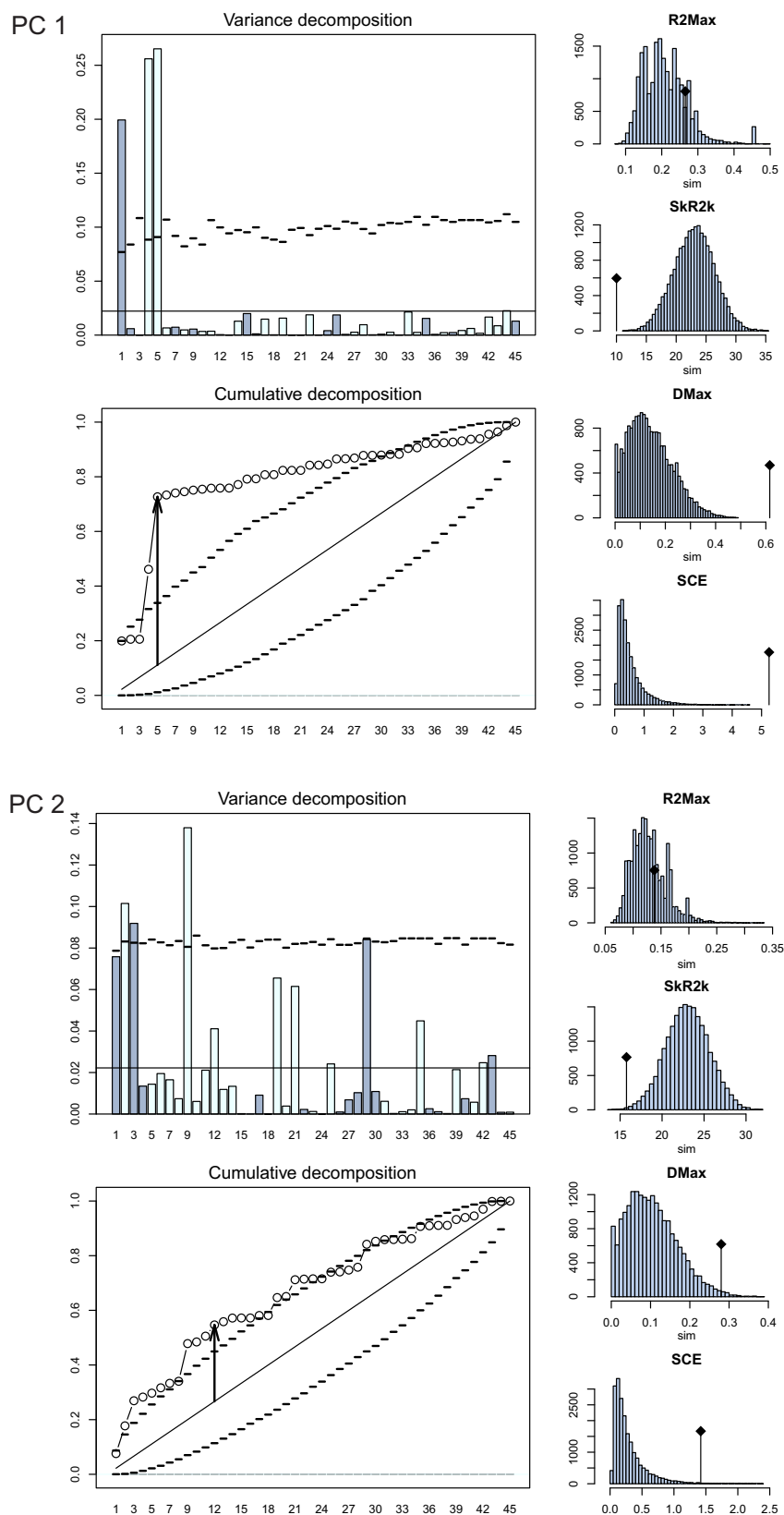


Análisis de señal filogenética en la carilla articular distal del radio

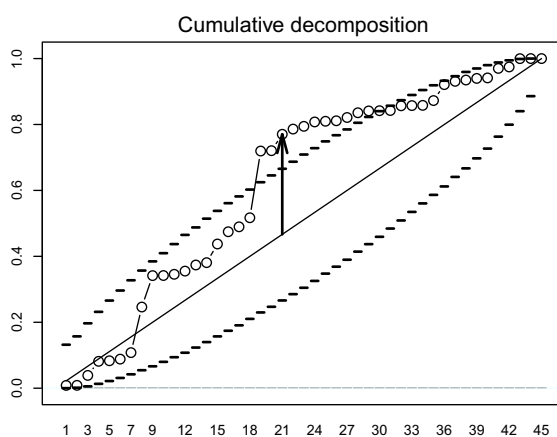
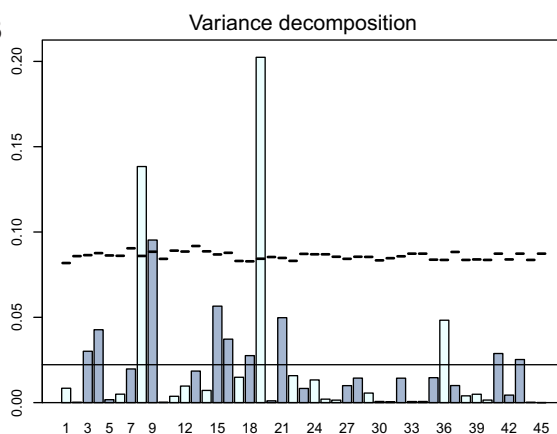
Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.



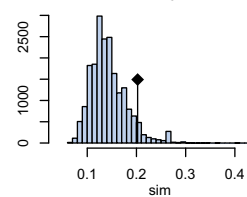
Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.



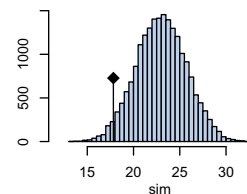
PC 3



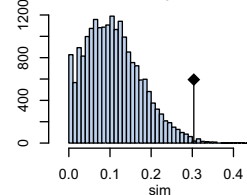
R2Max



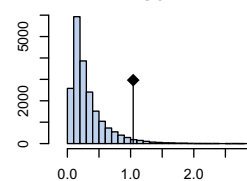
SkR2k



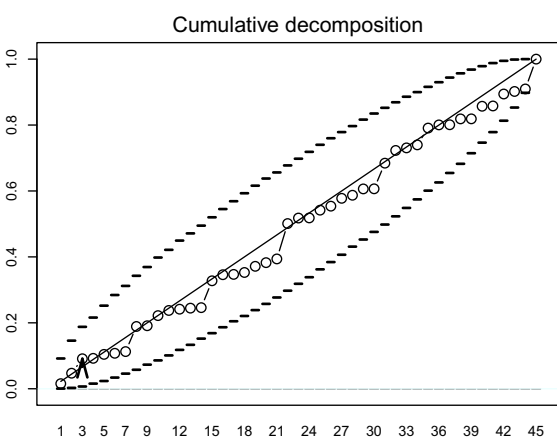
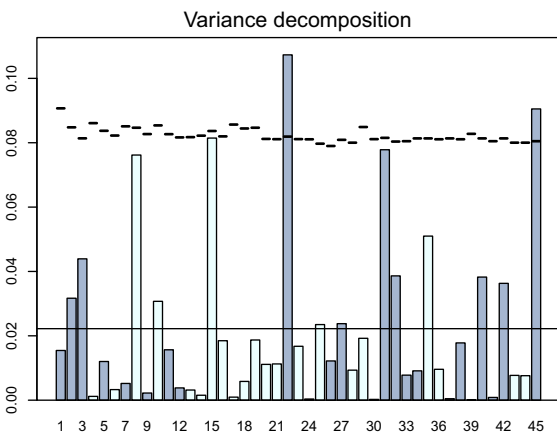
DMax



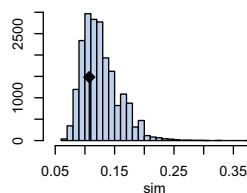
SCE



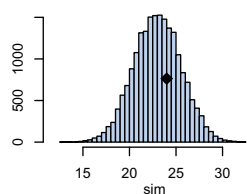
PC 4



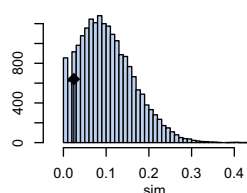
R2Max



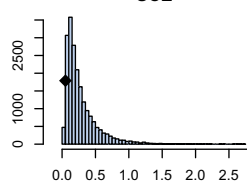
SkR2k



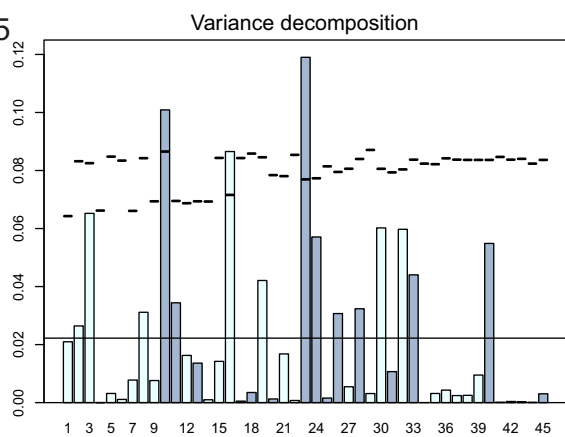
DMax



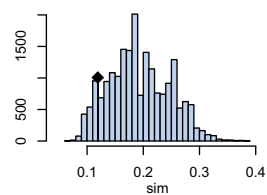
SCE



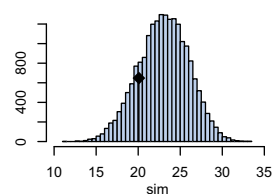
PC 5



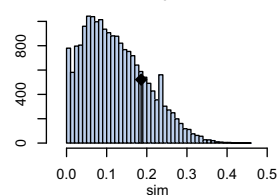
R2Max



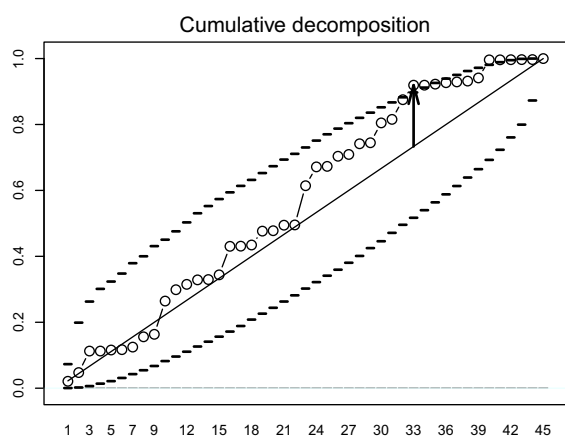
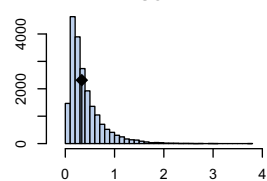
SkR2k



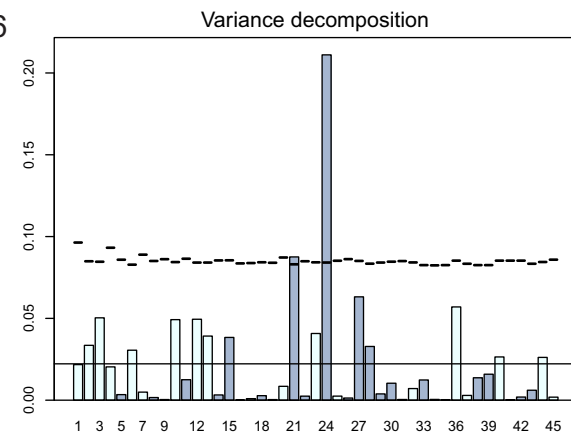
DMax



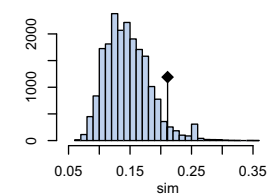
SCE



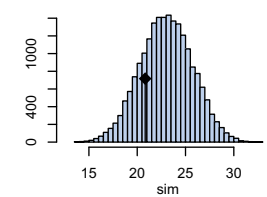
PC 6



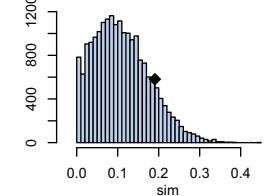
R2Max



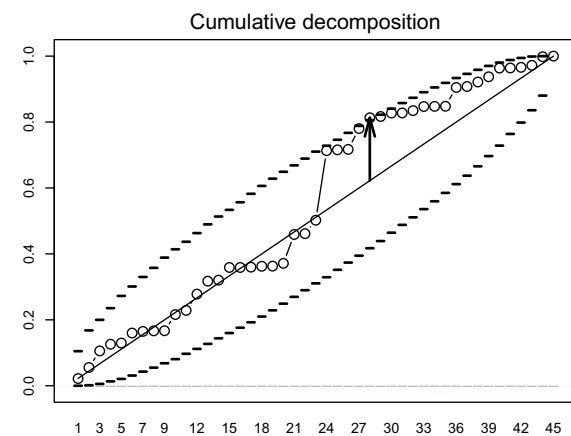
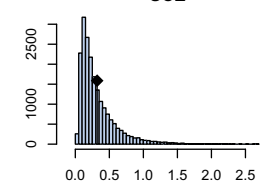
SkR2k



DMax

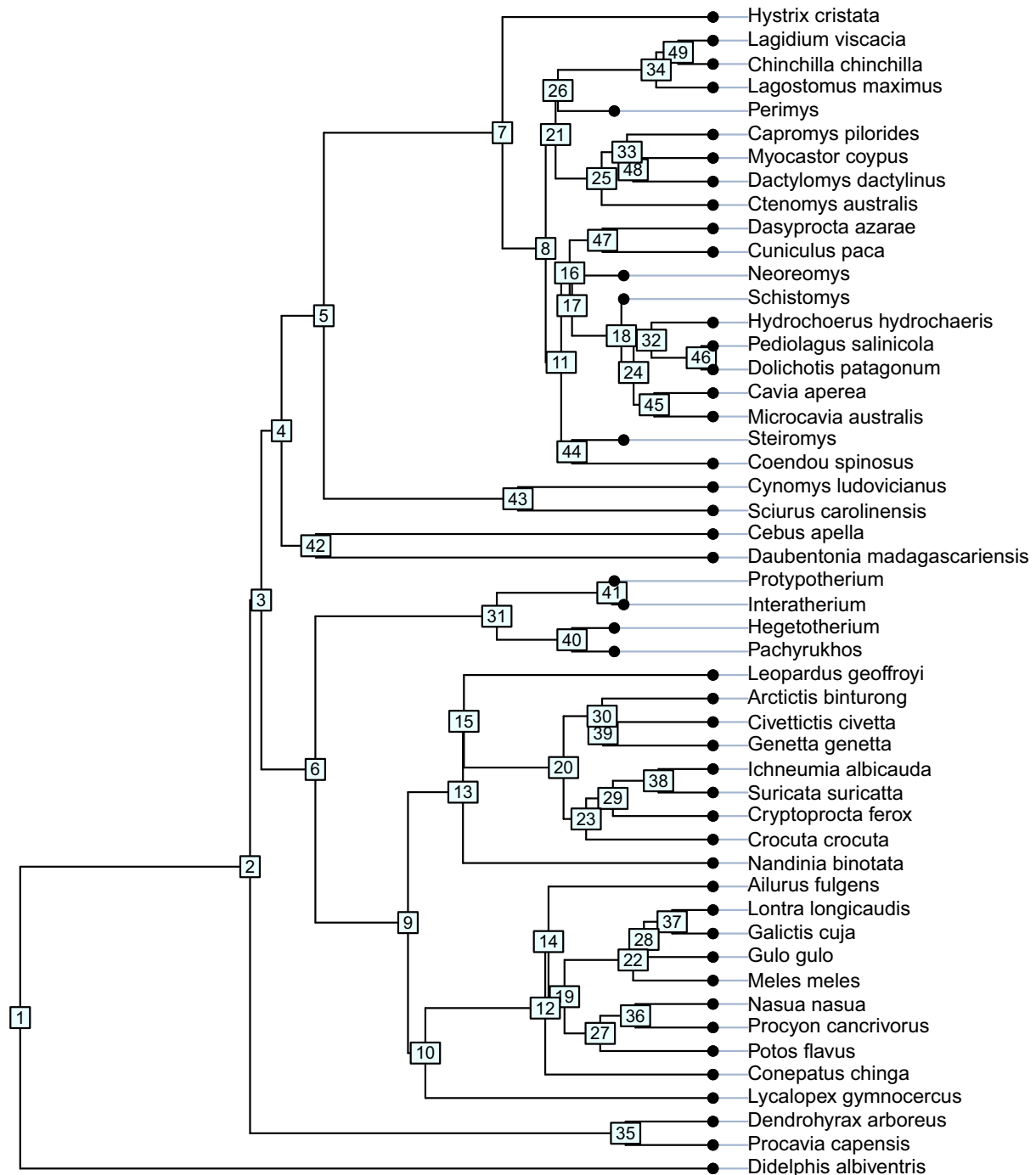


SCE

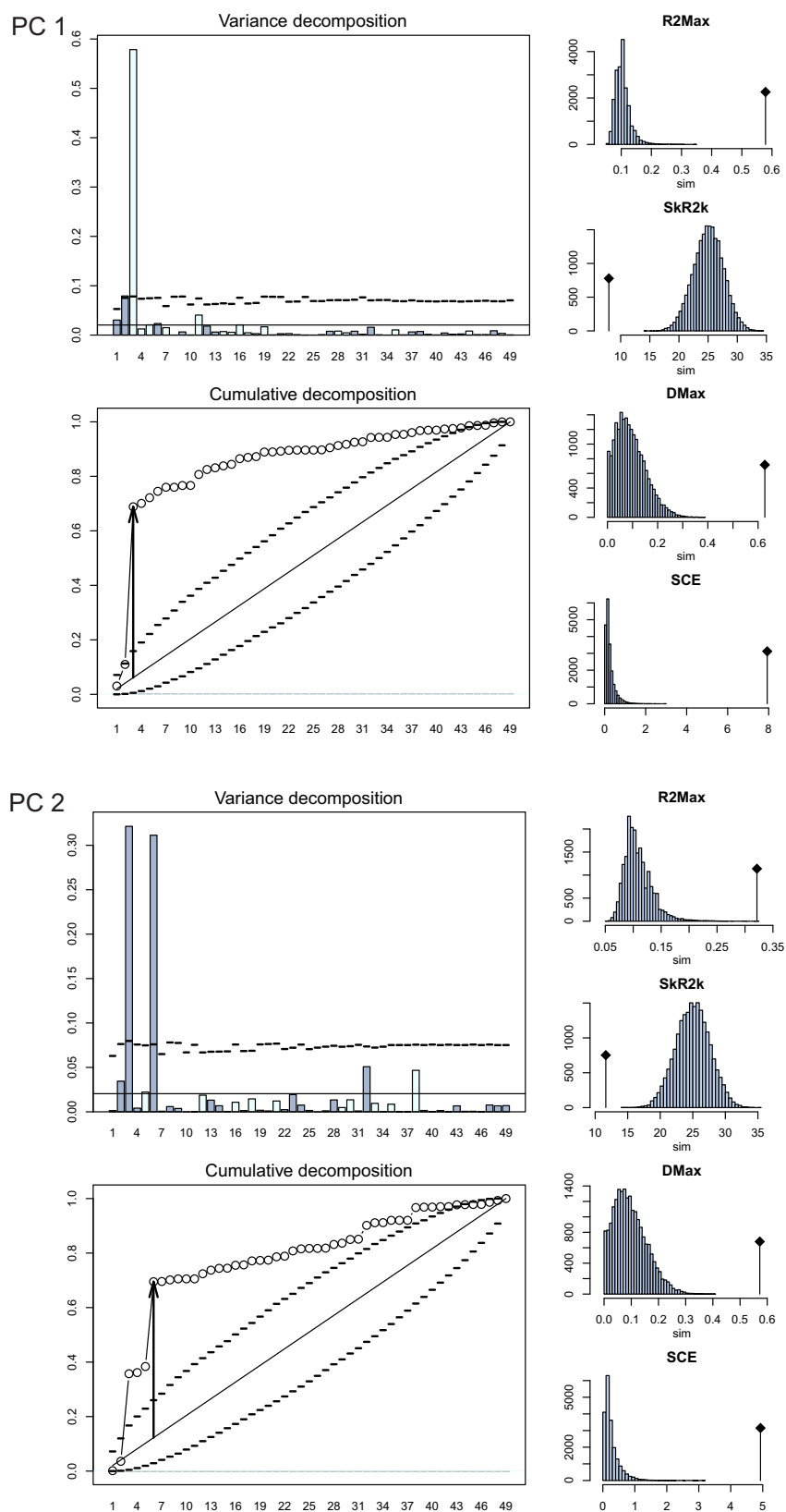


Análisis de señal filogenética en la carilla articular proximal de la ulna

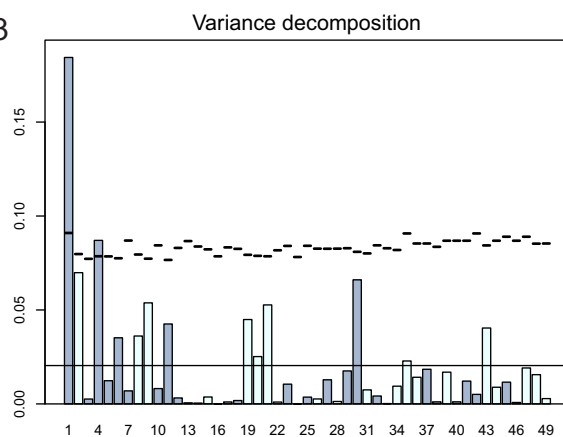
Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.



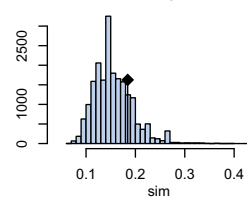
Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.



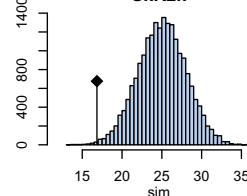
PC 3



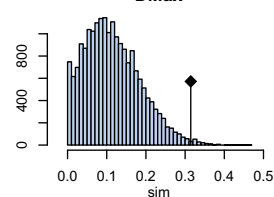
R2Max



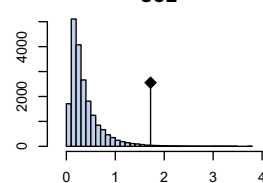
SkR2k



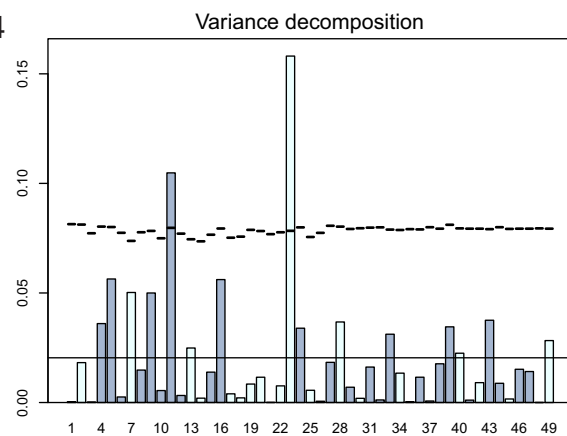
DMax



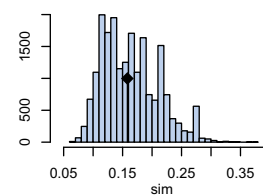
SCE



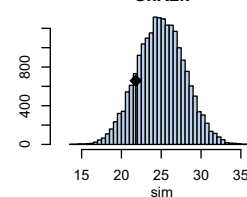
PC 4



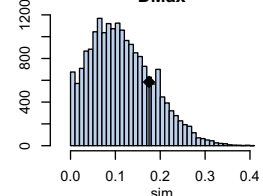
R2Max



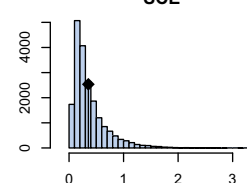
SkR2k



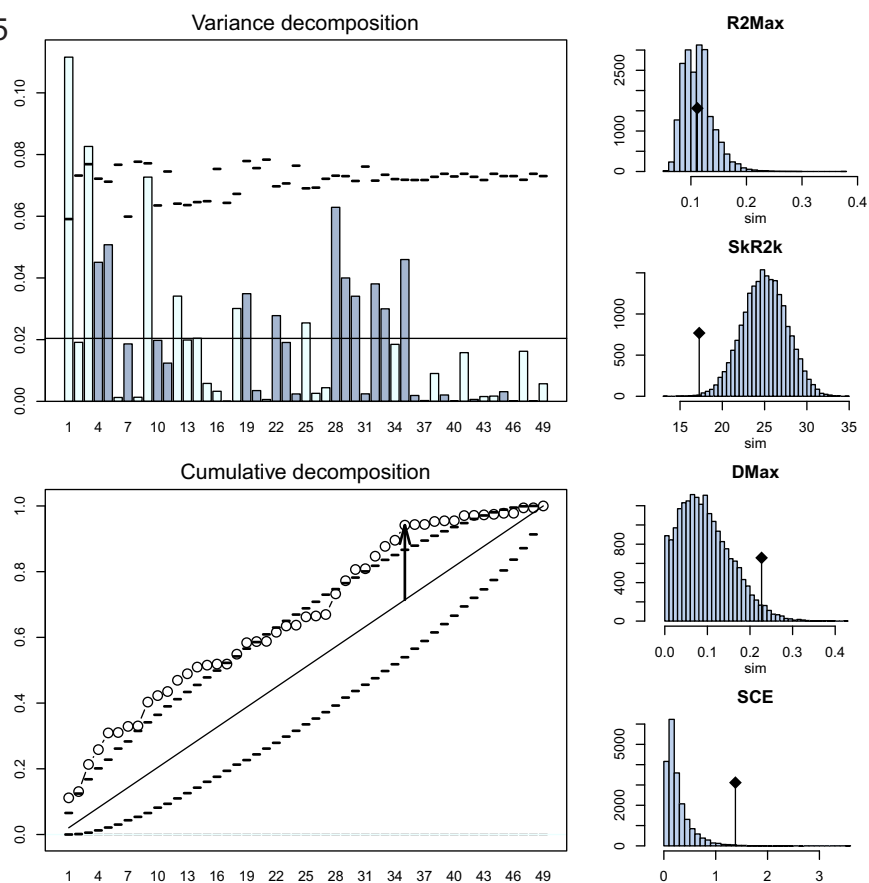
DMax



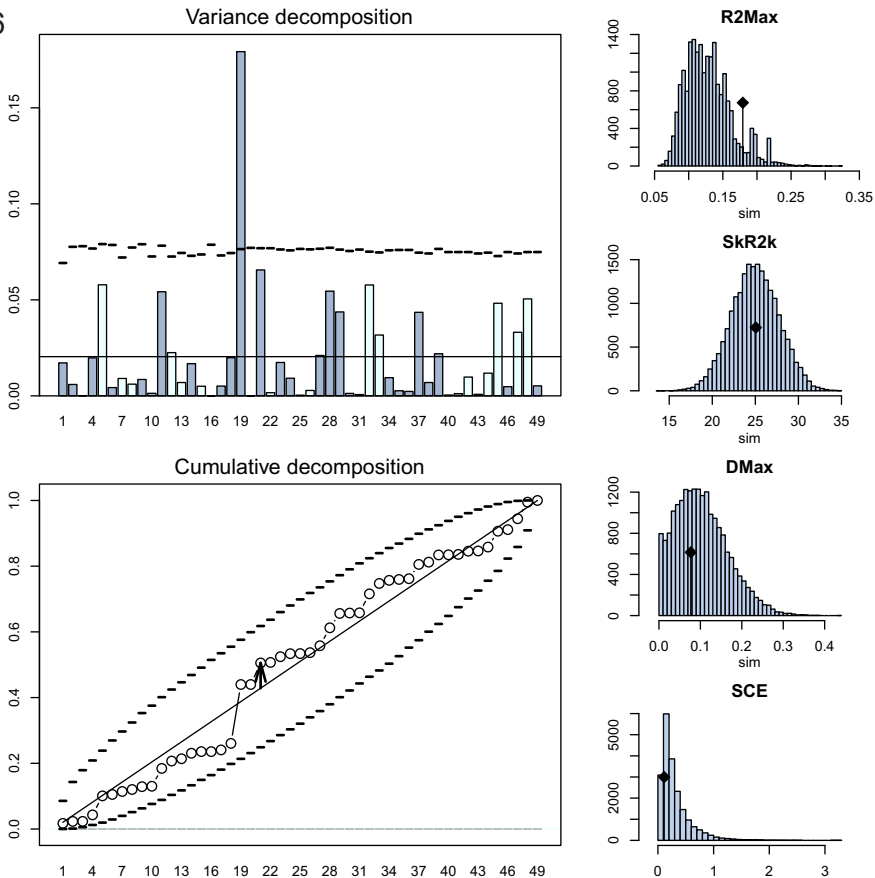
SCE



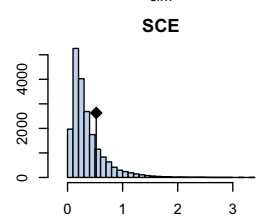
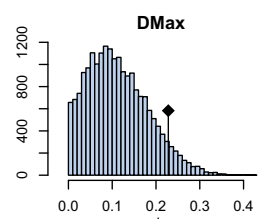
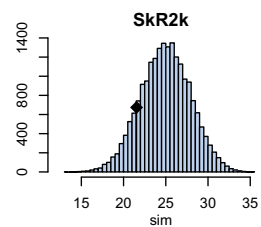
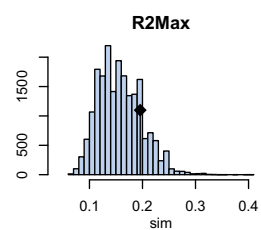
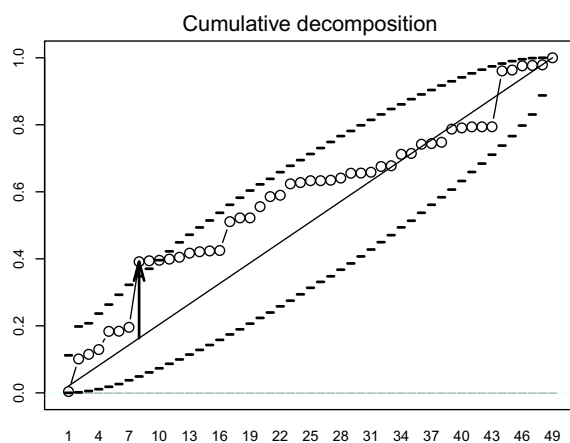
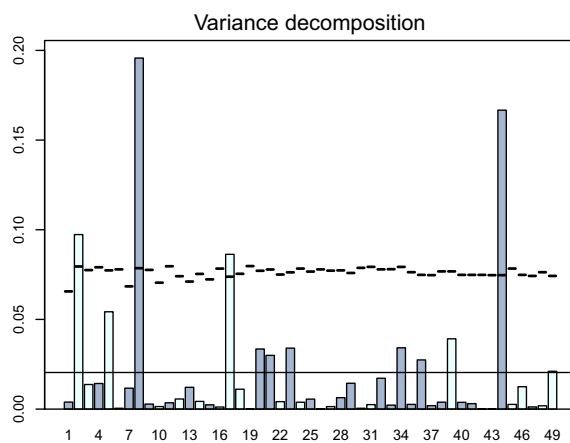
PC 5



PC 6

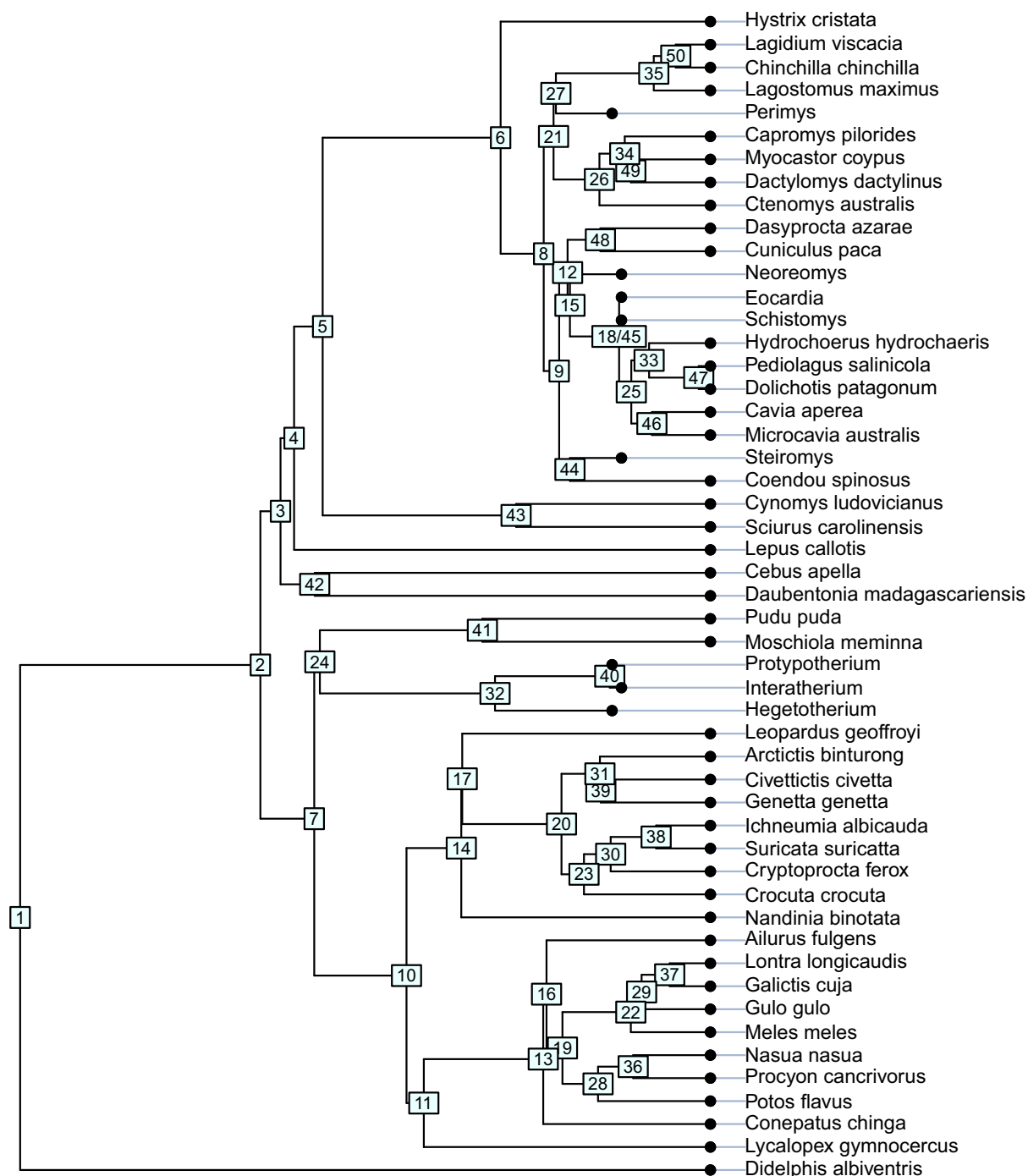


PC 7

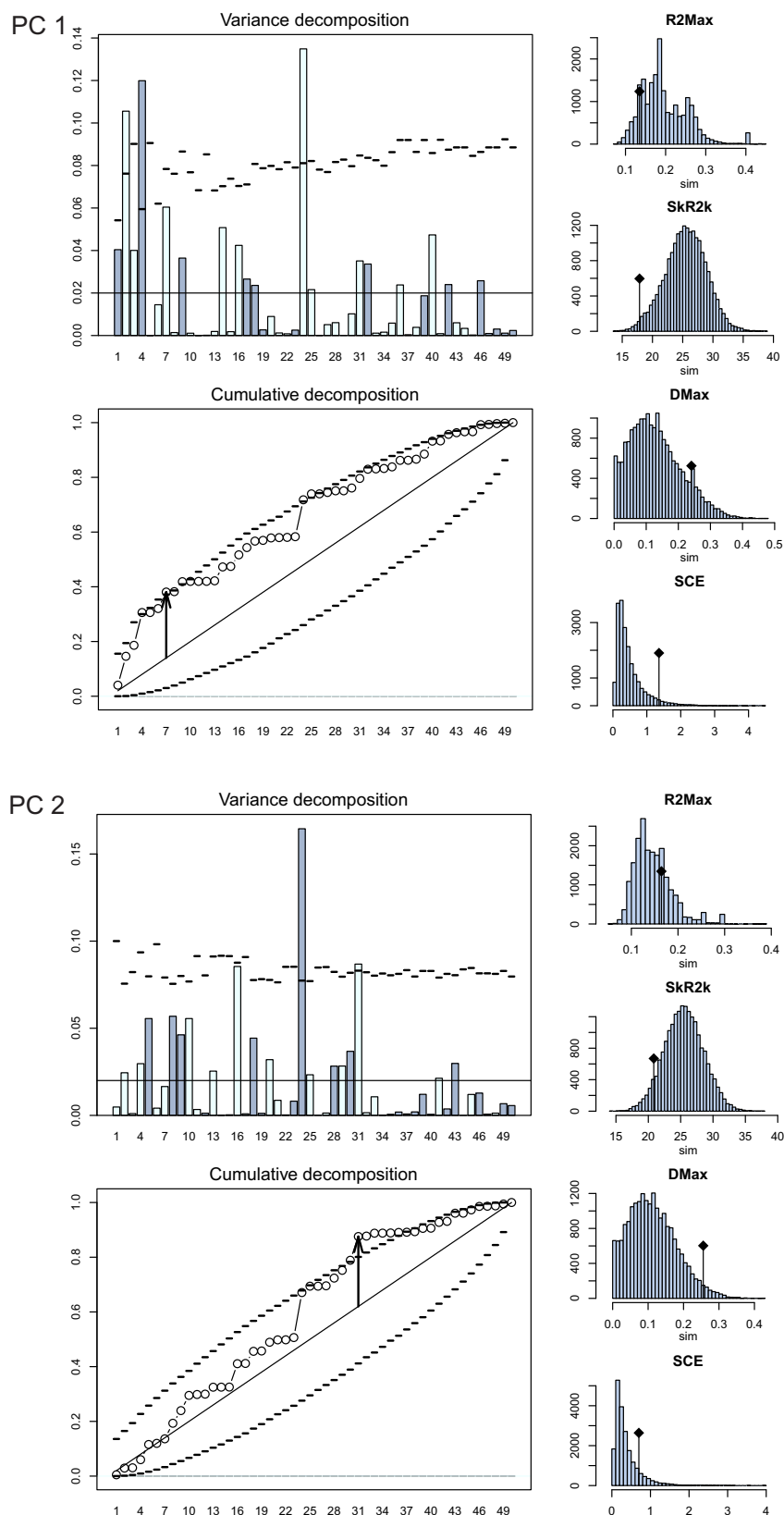


Análisis de señal filogenética en la carilla articular proximal del fémur

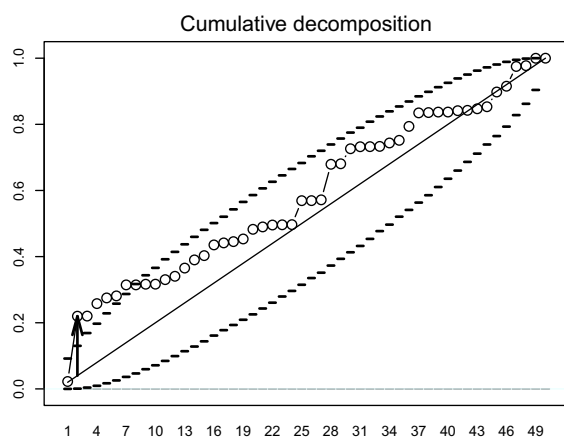
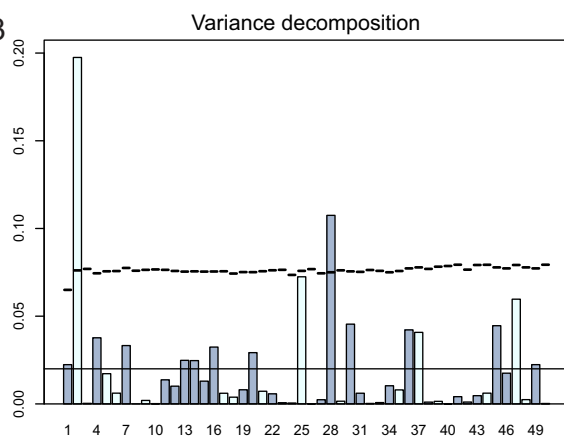
Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.



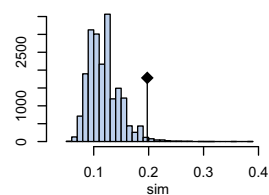
Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.



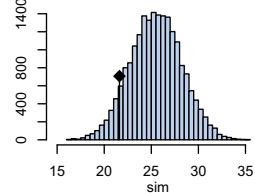
PC 3



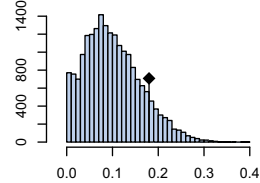
R2Max



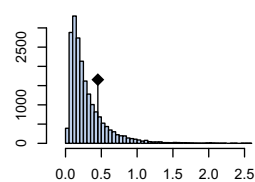
SkR2k



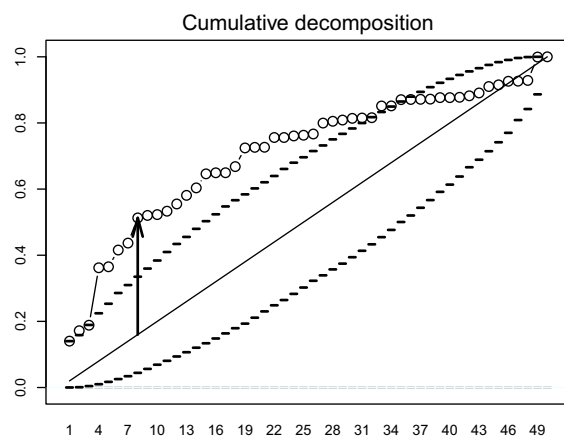
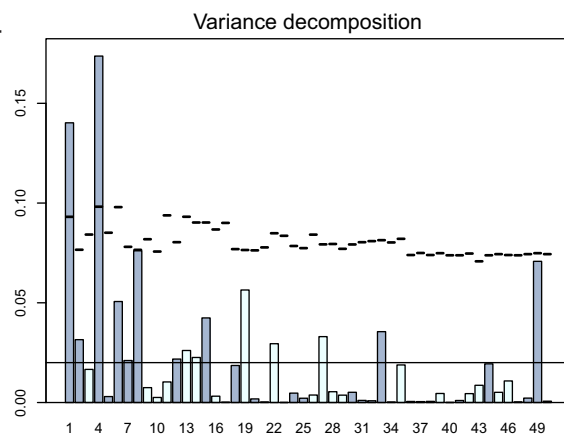
DMax



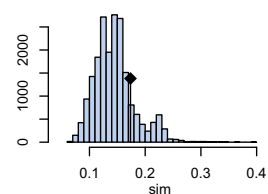
SCE



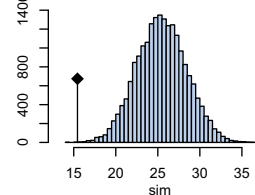
PC 4



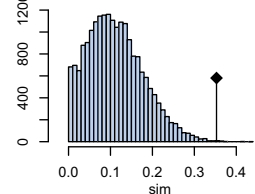
R2Max



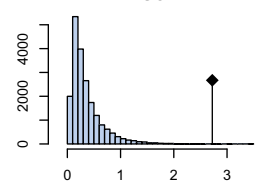
SkR2k



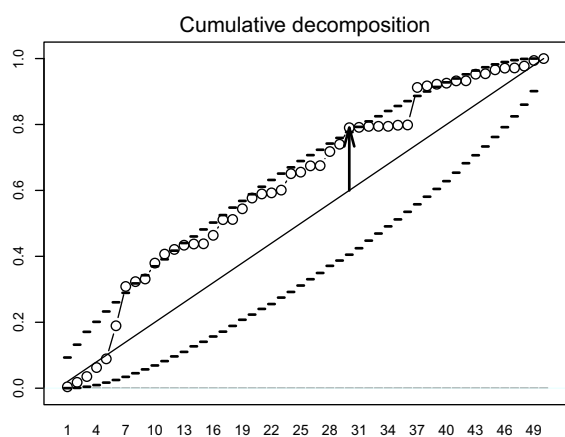
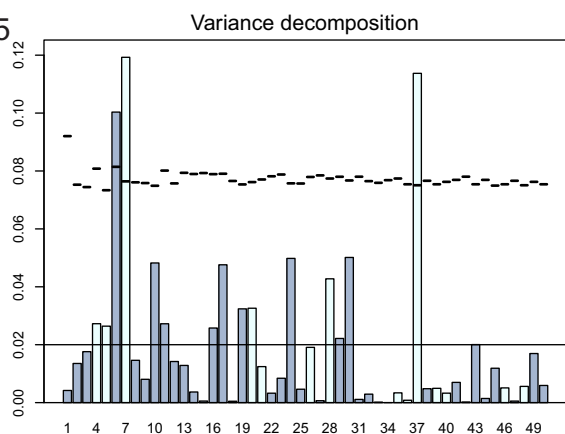
DMax



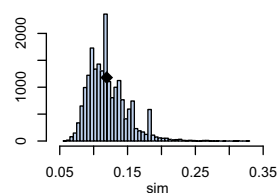
SCE



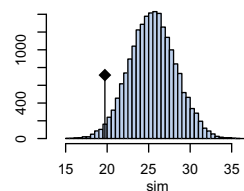
PC 5



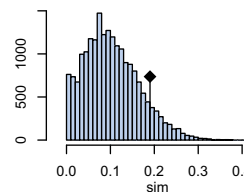
R2Max



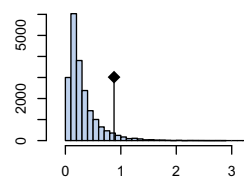
SkR2k



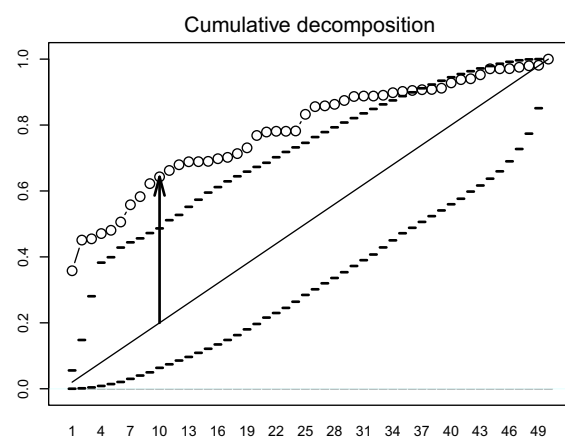
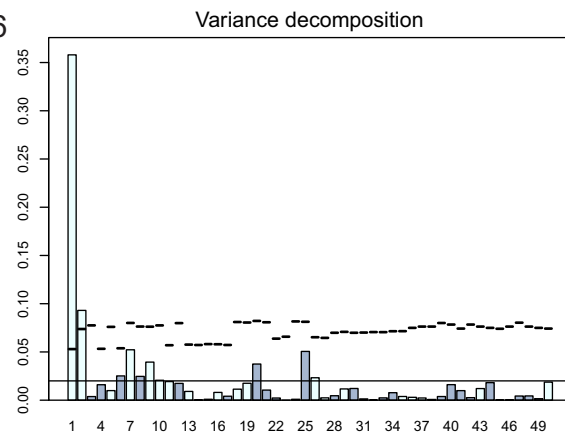
DMax



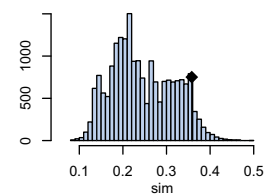
SCE



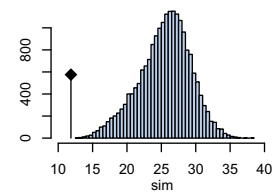
PC 6



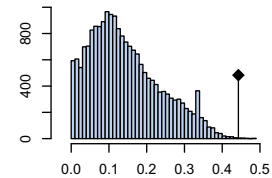
R2Max



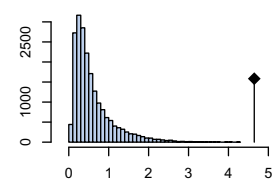
SkR2k



DMax

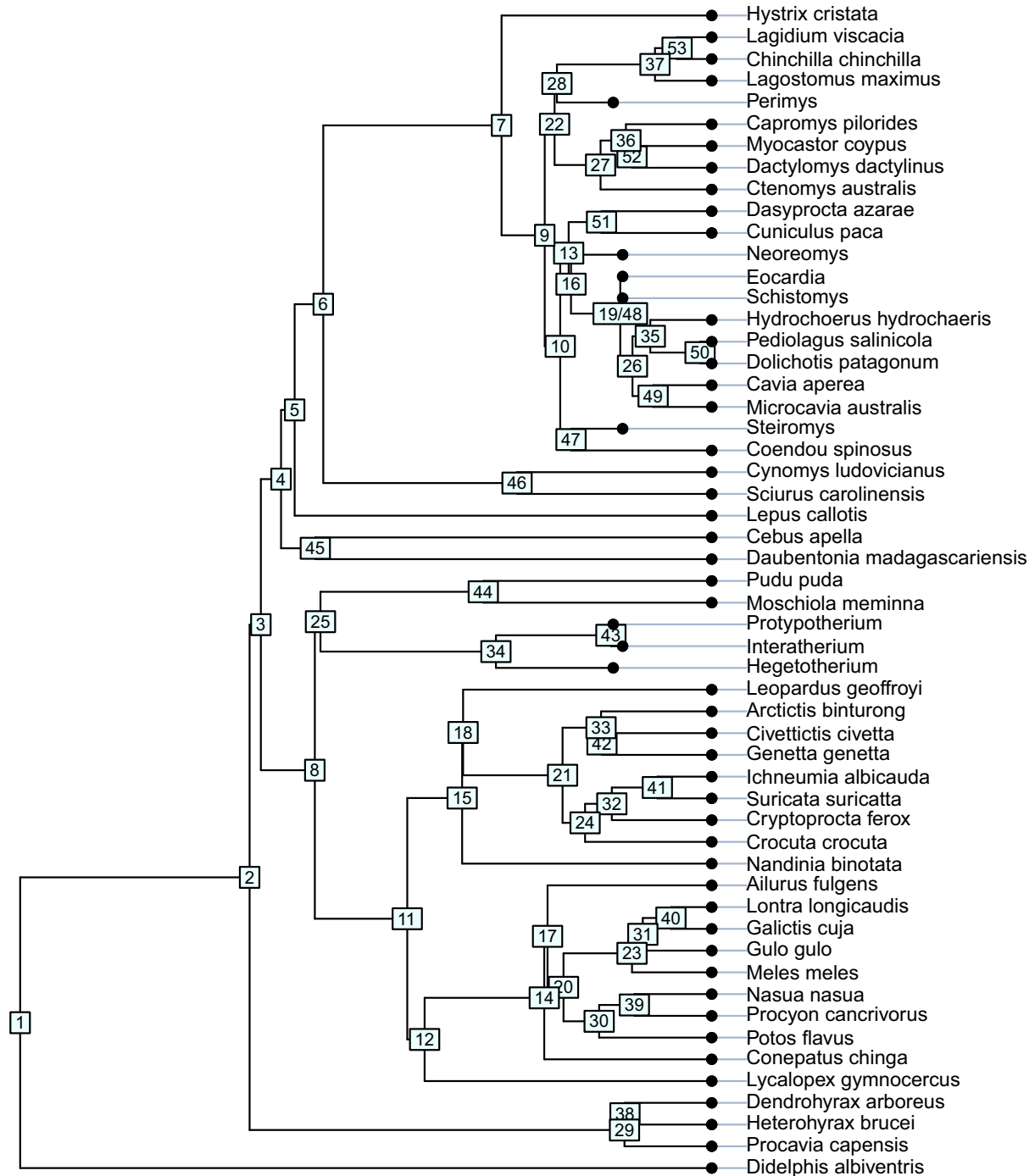


SCE

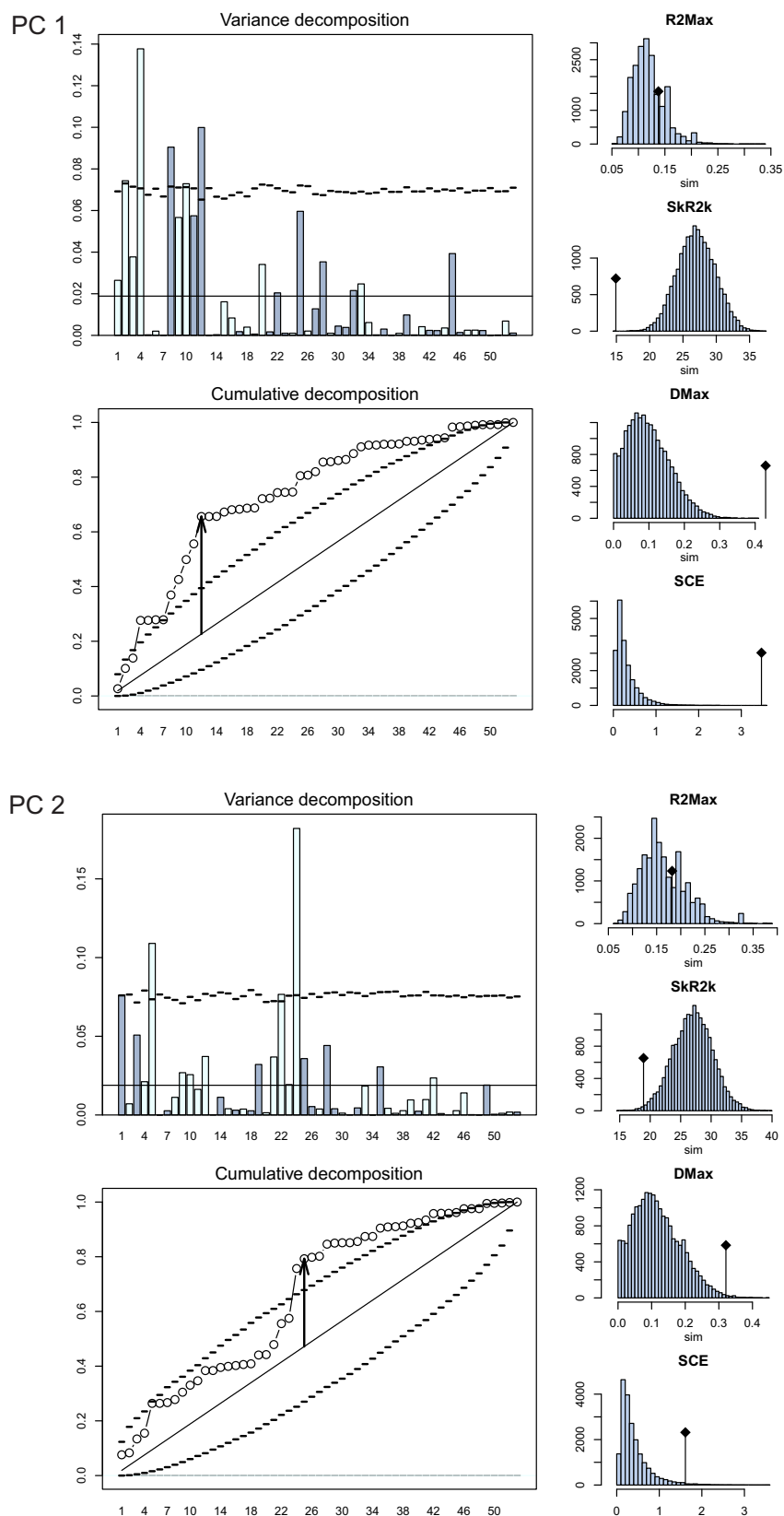


Análisis de señal filogenética en la carilla articular distal del fémur

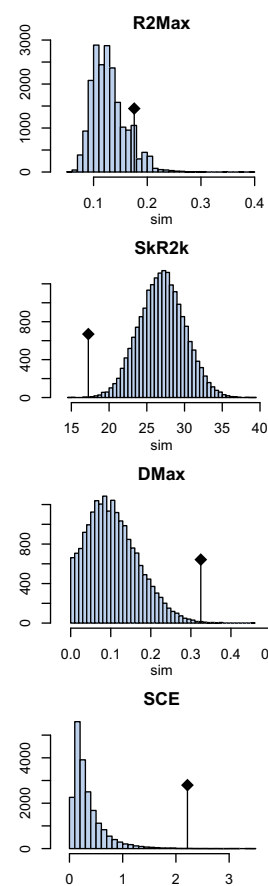
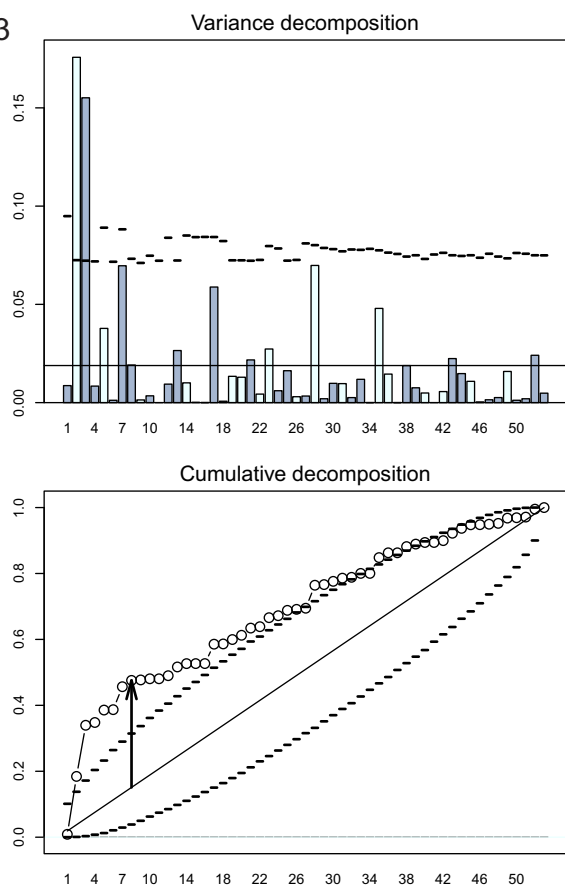
Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.



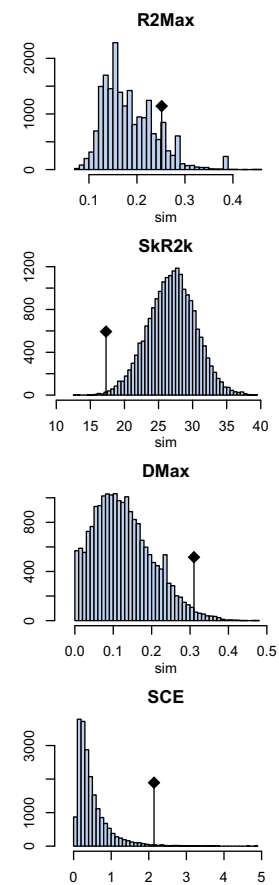
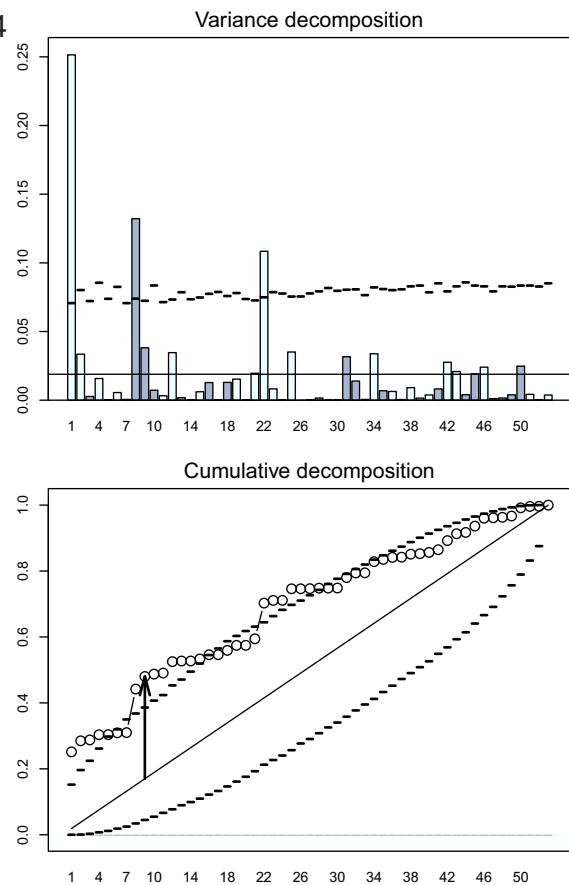
Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.



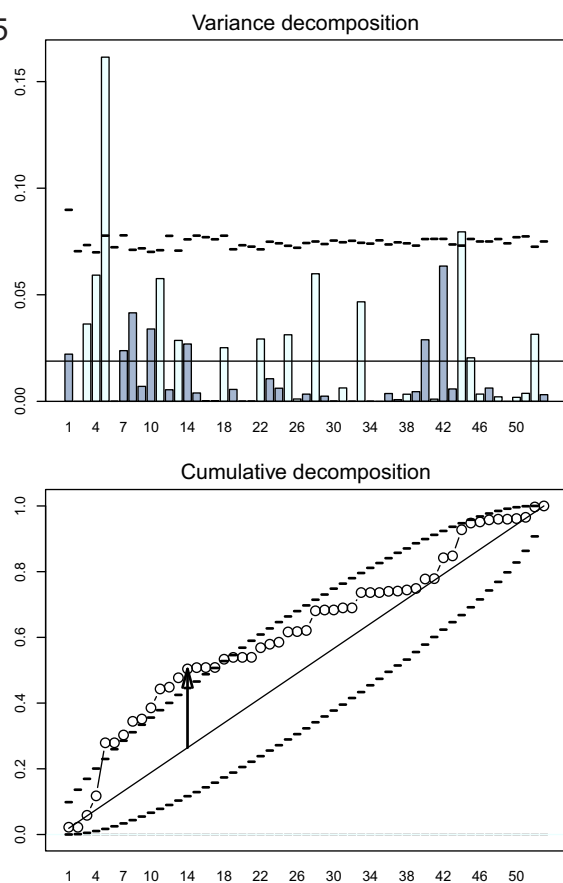
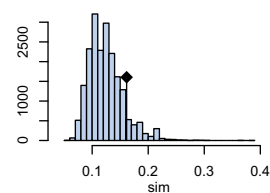
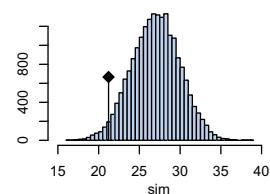
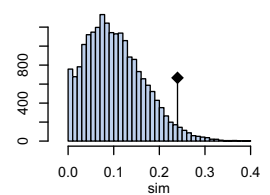
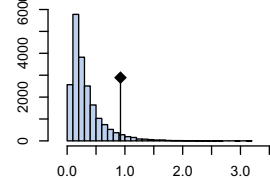
PC 3



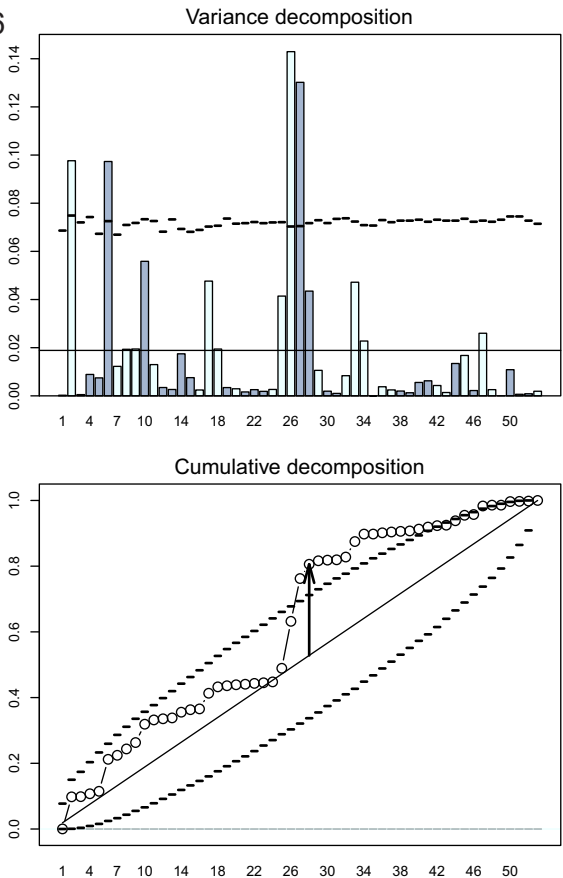
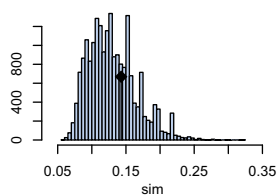
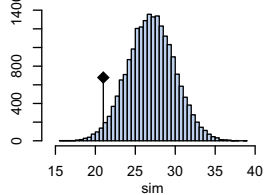
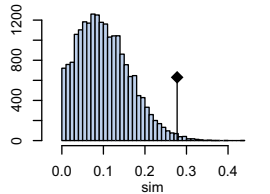
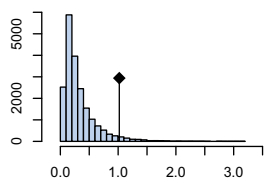
PC 4



PC 5

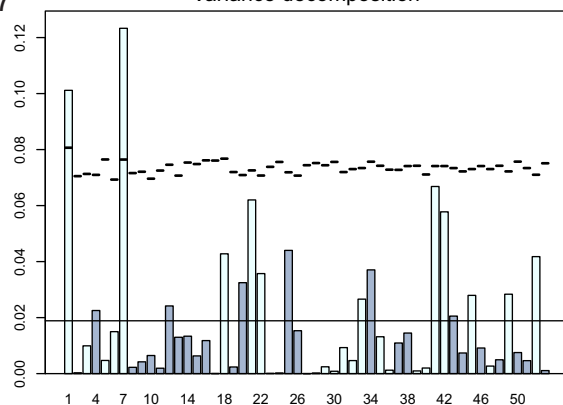
**R2Max****SkR2k****DMax****SCE**

PC 6

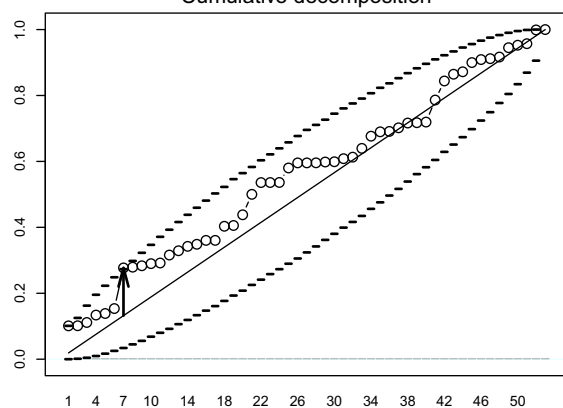
**R2Max****SkR2k****DMax****SCE**

PC 7

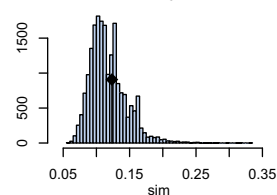
Variance decomposition



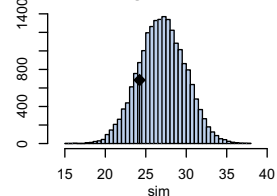
Cumulative decomposition



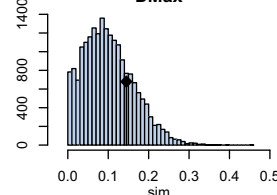
R2Max



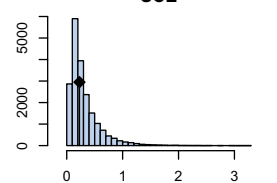
SkR2k



DMax

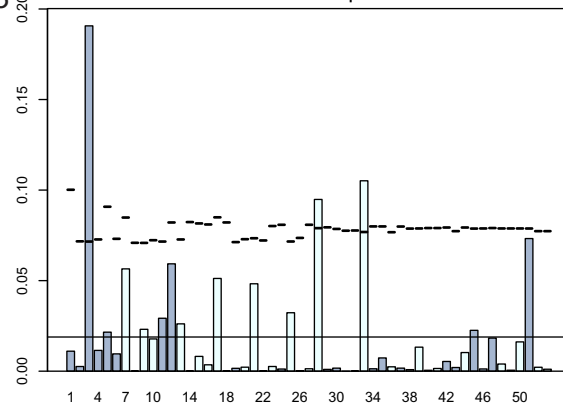


SCE

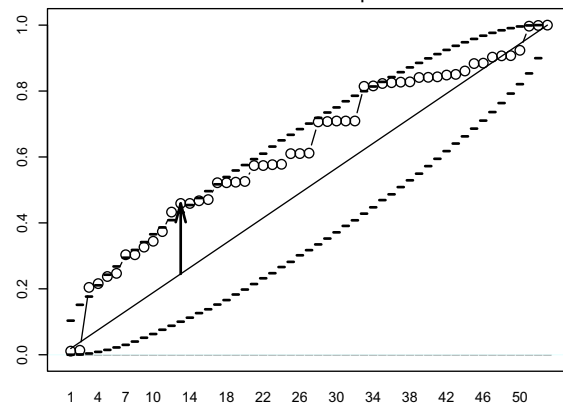


PC 8

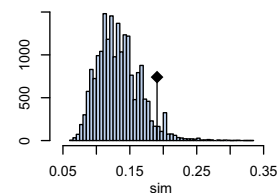
Variance decomposition



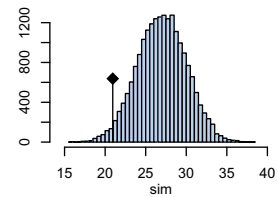
Cumulative decomposition



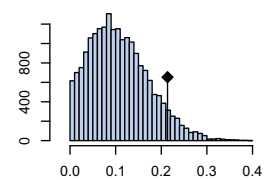
R2Max



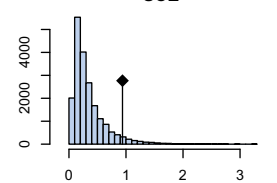
SkR2k



DMax

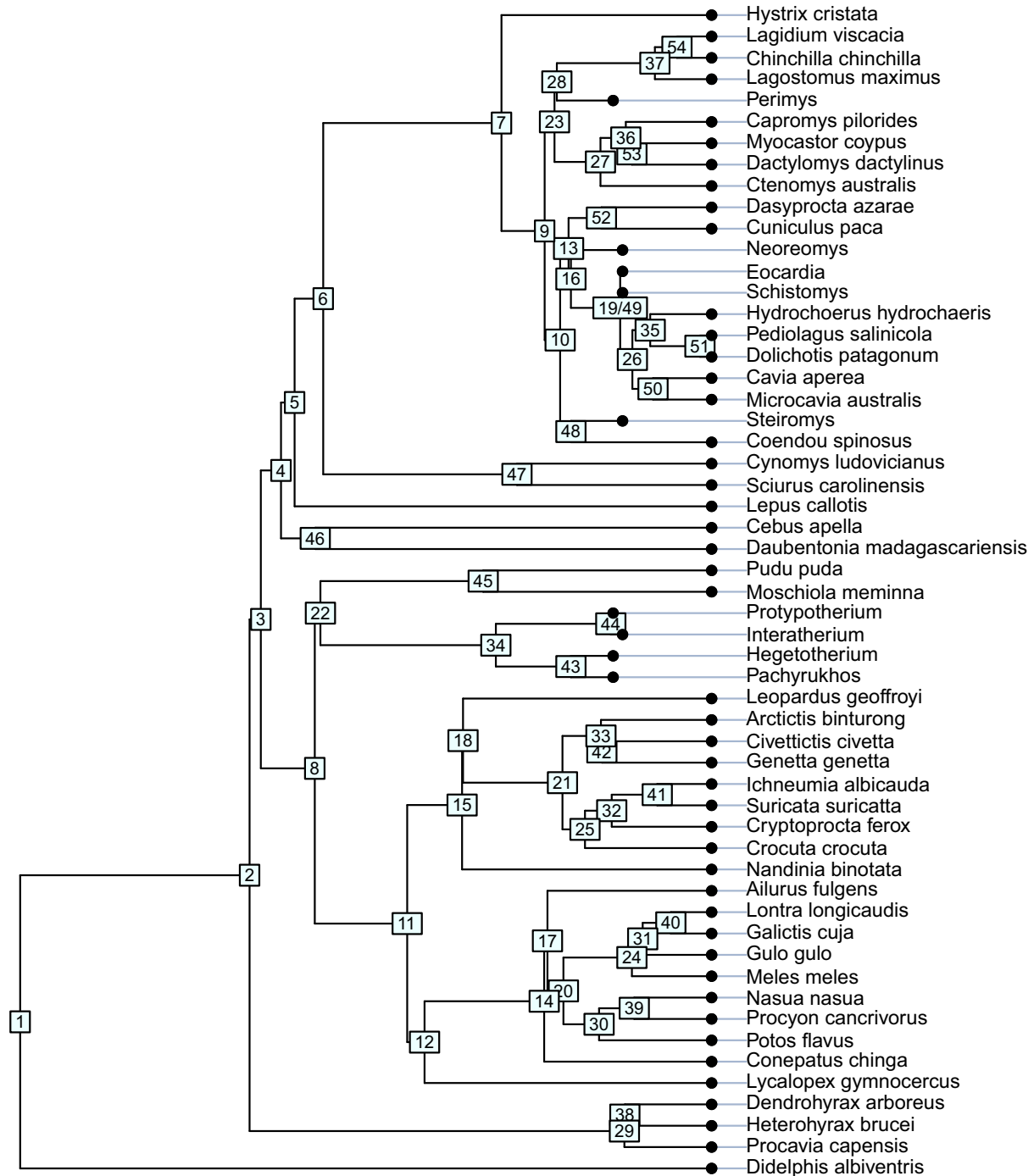


SCE

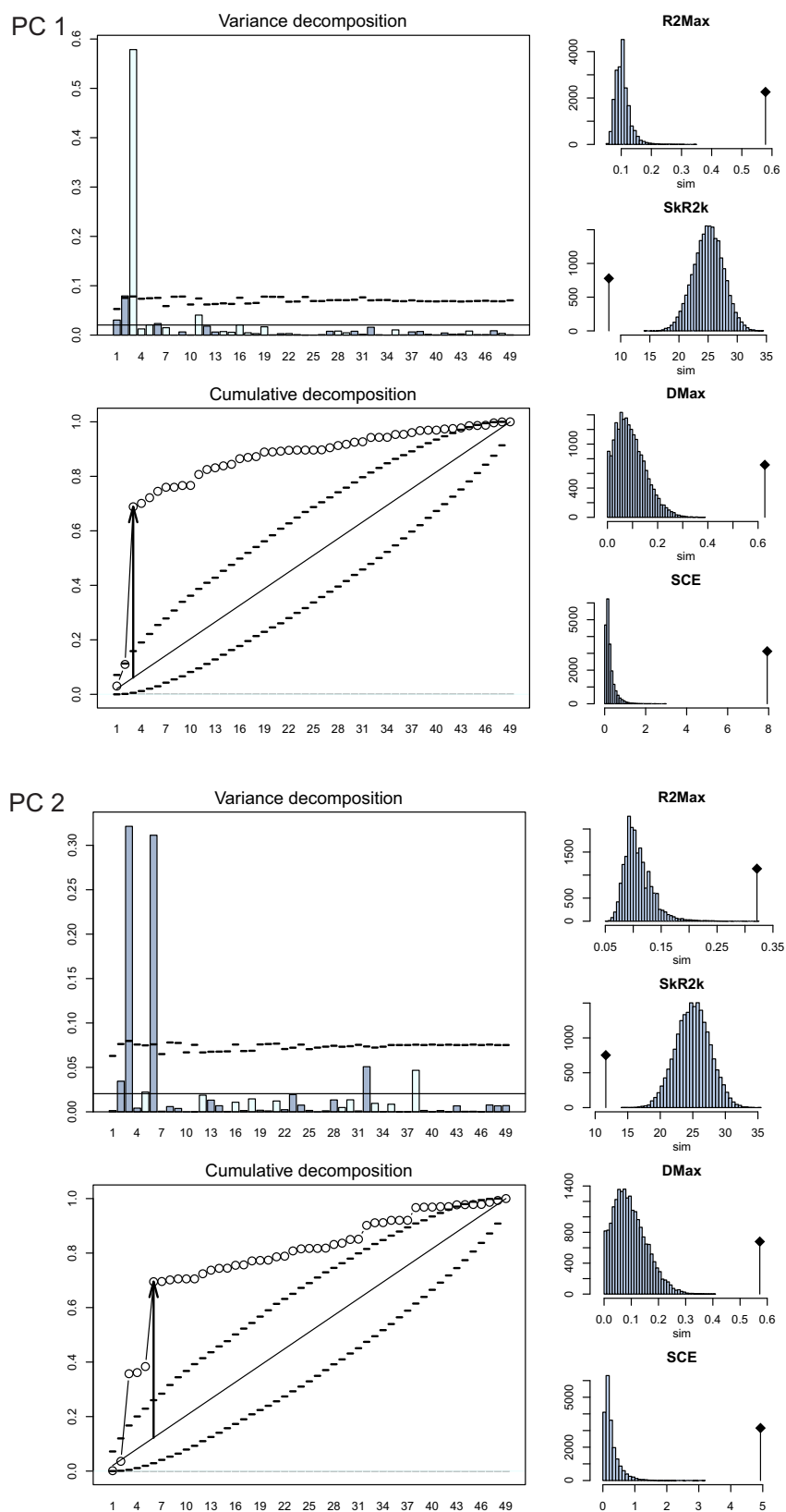


Análisis de señal filogenética en la carilla articular proximal de la tibia

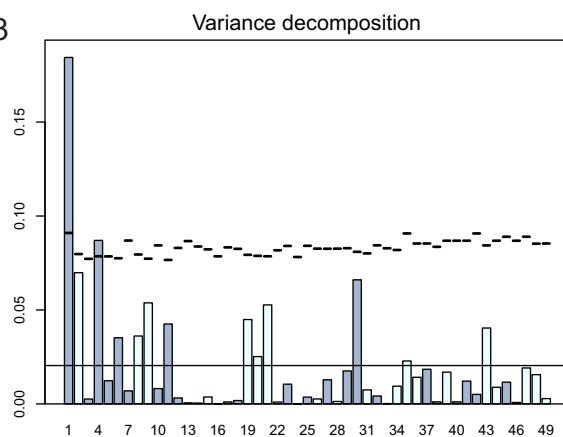
Árbol combinado utilizado para el cálculo de señal filogenética en el análisis de la escápula con los nodos numerados para reconocerse en el gráfico del ortograma.



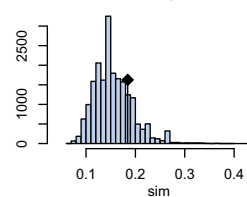
Descomposición ortogonal de la varianza de cada Componente Principal: Ortograma y ortograma acumulado con los valores de cada nodo y gráfico de significancia de cada uno de los cuatro estadísticos.



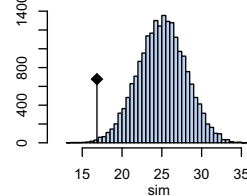
PC 3



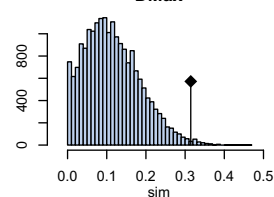
R2Max



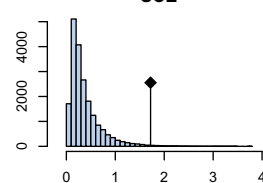
SkR2k



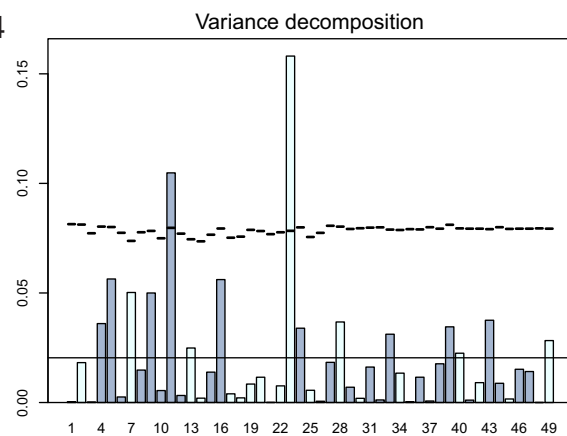
DMax



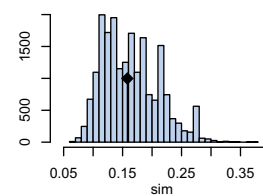
SCE



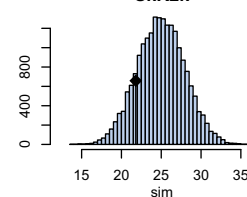
PC 4



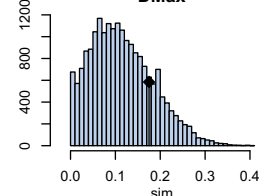
R2Max



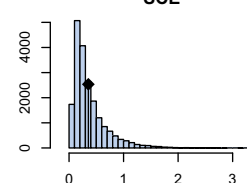
SkR2k



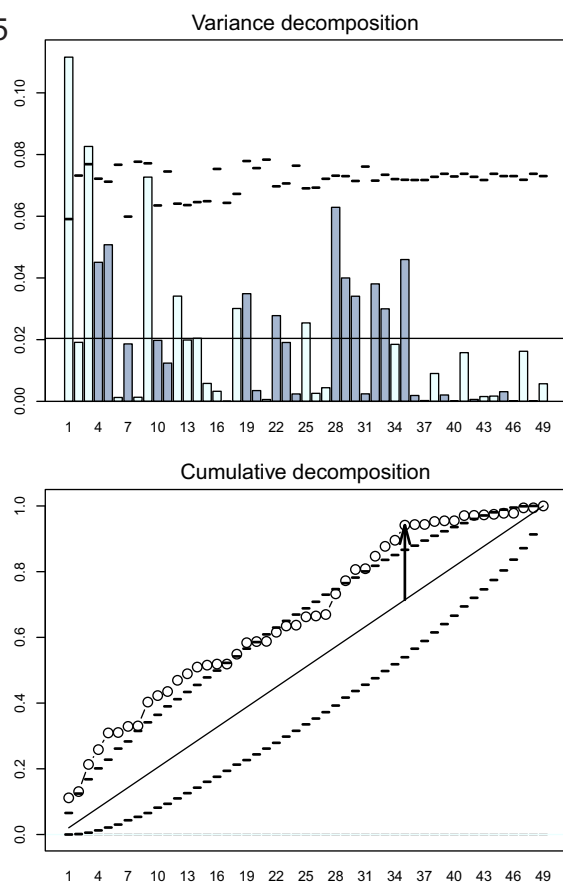
DMax



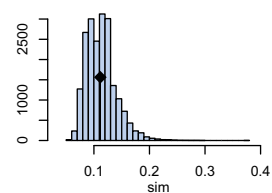
SCE



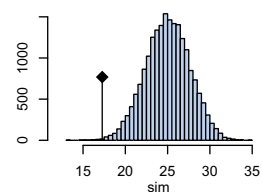
PC 5



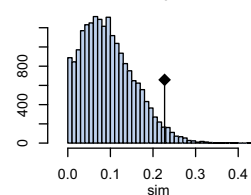
R2Max



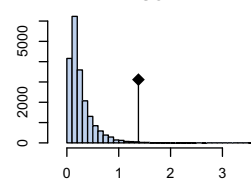
SkR2k



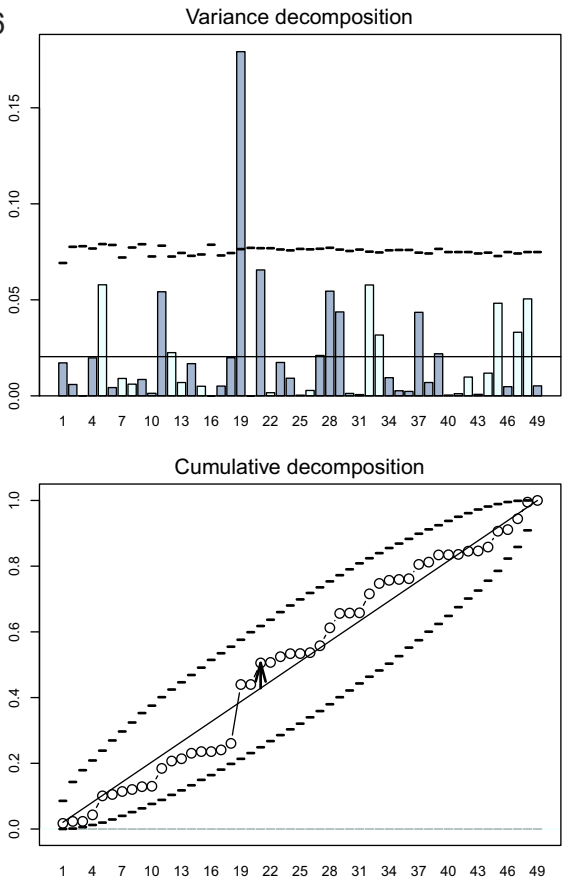
DMax



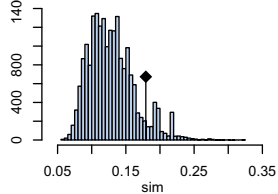
SCE



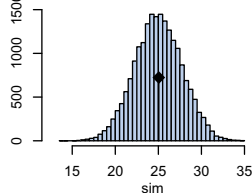
PC 6



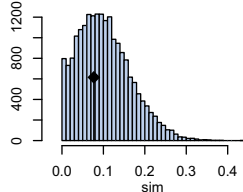
R2Max



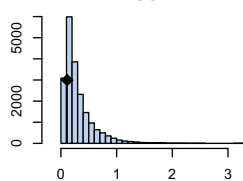
SkR2k



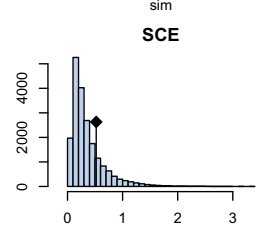
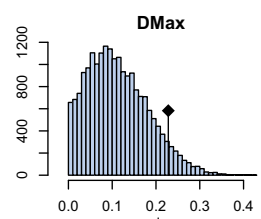
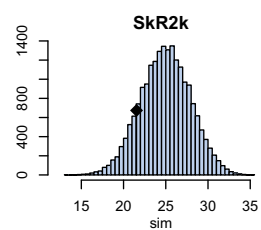
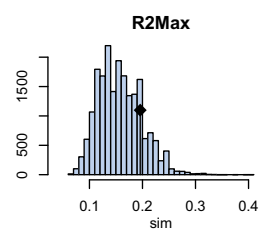
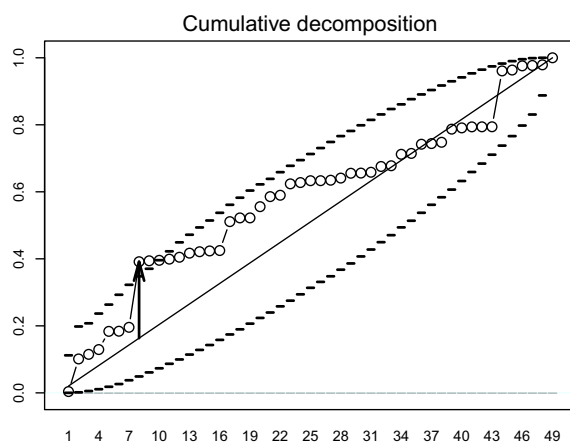
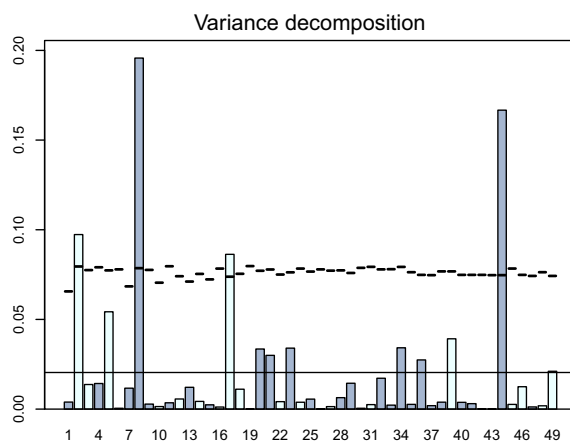
DMax



SCE



PC 7



Láminas

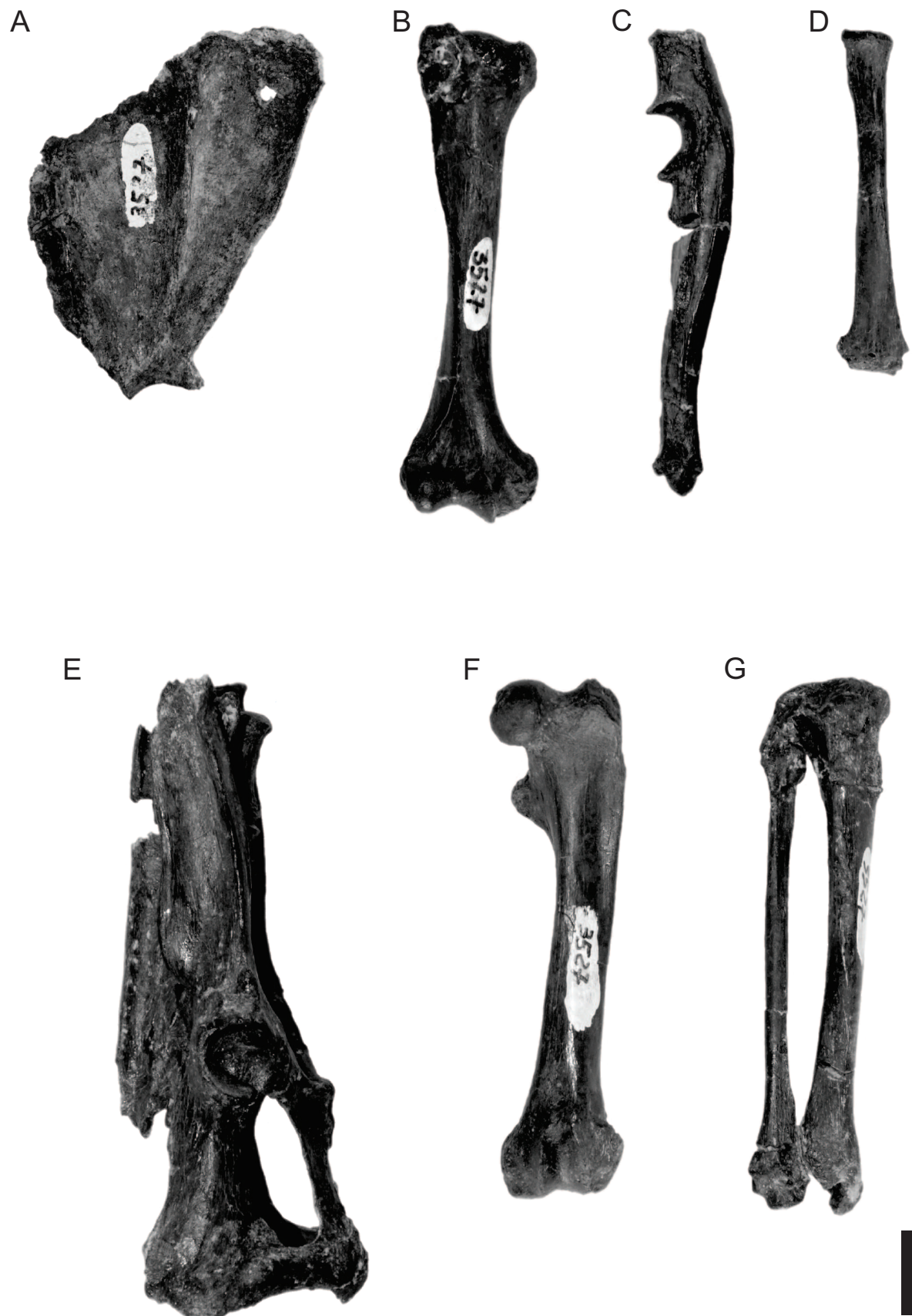


Lámina I. *Interatherium* MPM-PV 3527. **A.** Escápula izquierda. **B.** Húmero derecho. **C.** Ulna izquierda. **D.** Radio derecho. **E.** Hueso coxal derecho. **F.** Fémur izquierdo. **G.** Tibia derecha. Escala: 10 mm.

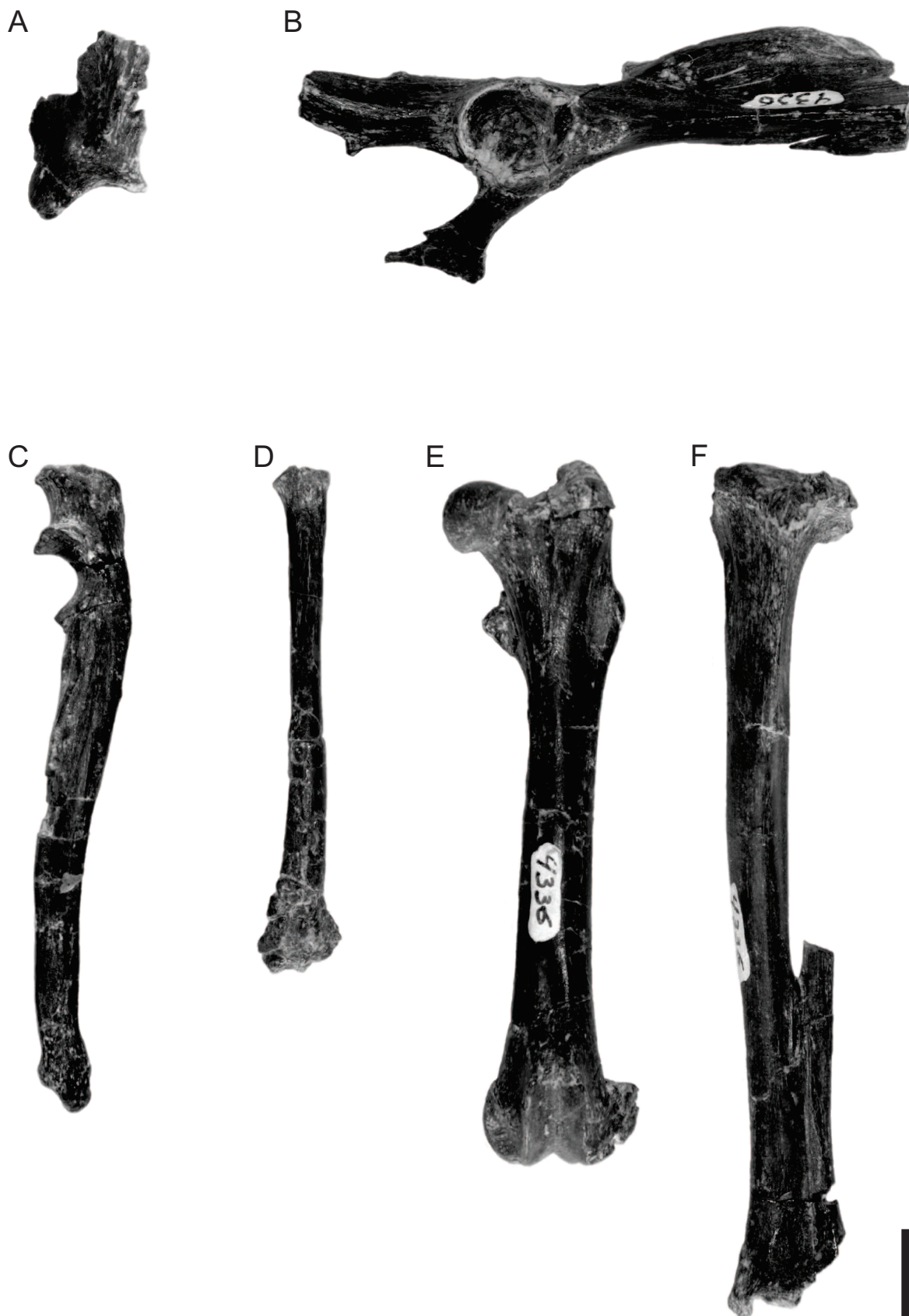
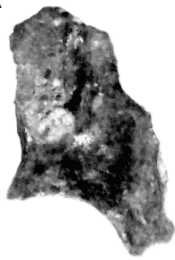


Lámina II. *Protypotherium* MPM-PV 4336. **A.** Escápula izquierda. **B.** Pelvis derecha. **C.** Ulna izquierda. **D.** Radio izquierda. **E.** Fémur izquierda. **F.** Tibia izquierda. Escala: 10 mm.



Lámina III. *Hegetotherium* MPM-PV 4173. **A.** Escápula derecha. **B.** Húmero derecho. **C.** Ulna derecha. **D.** Radio derecho. **E.** Hueso coxal derecho. **F.** Fémur derecho. **G.** Tibia derecha. Escala: 10 mm.

A



B



E



C



D



Lámina IV. *Pachyrukhos* YPMPU 15743. **A.** Escápula derecha.
B. Húmero izquierdo. **C.** Ulna izquierda. **D.** Radio
izquierdo. **E.** Tibia derecha. Escala: 10 mm.

A



B



C



D



E



F



Lámina V. *Neoreomys* MPM-PV 3521. **A.** Escápula derecha. **B.** Húmero izquierdo. **C.** Radio izquierdo. **D.** Hueso coxal izquierdo. **E.** Fémur izquierdo **F.** Tibia derecha. Escala: 10 mm.



Lámina VI. *Eocardia* MPM-PV 3683. **A.** Ulna derecha. **B.** Hueso coxal derecho. **C.** Fémur izquierdo **D.** Tibia izquierda.
Escala: 10 mm.

A



B



C



D



E



F

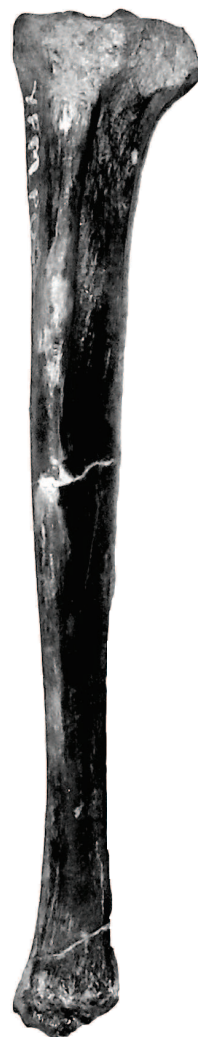


Lámina VII. *Schistomys* YPMPU 15648. **A.** Húmero derecho. **B.** Ulna derecha. **C.** Radio derecho. **D.** Hueso coxal izquierdo. **E.** Fémur izquierdo. **F.** Tibia izquierda. Escala: 10 mm.

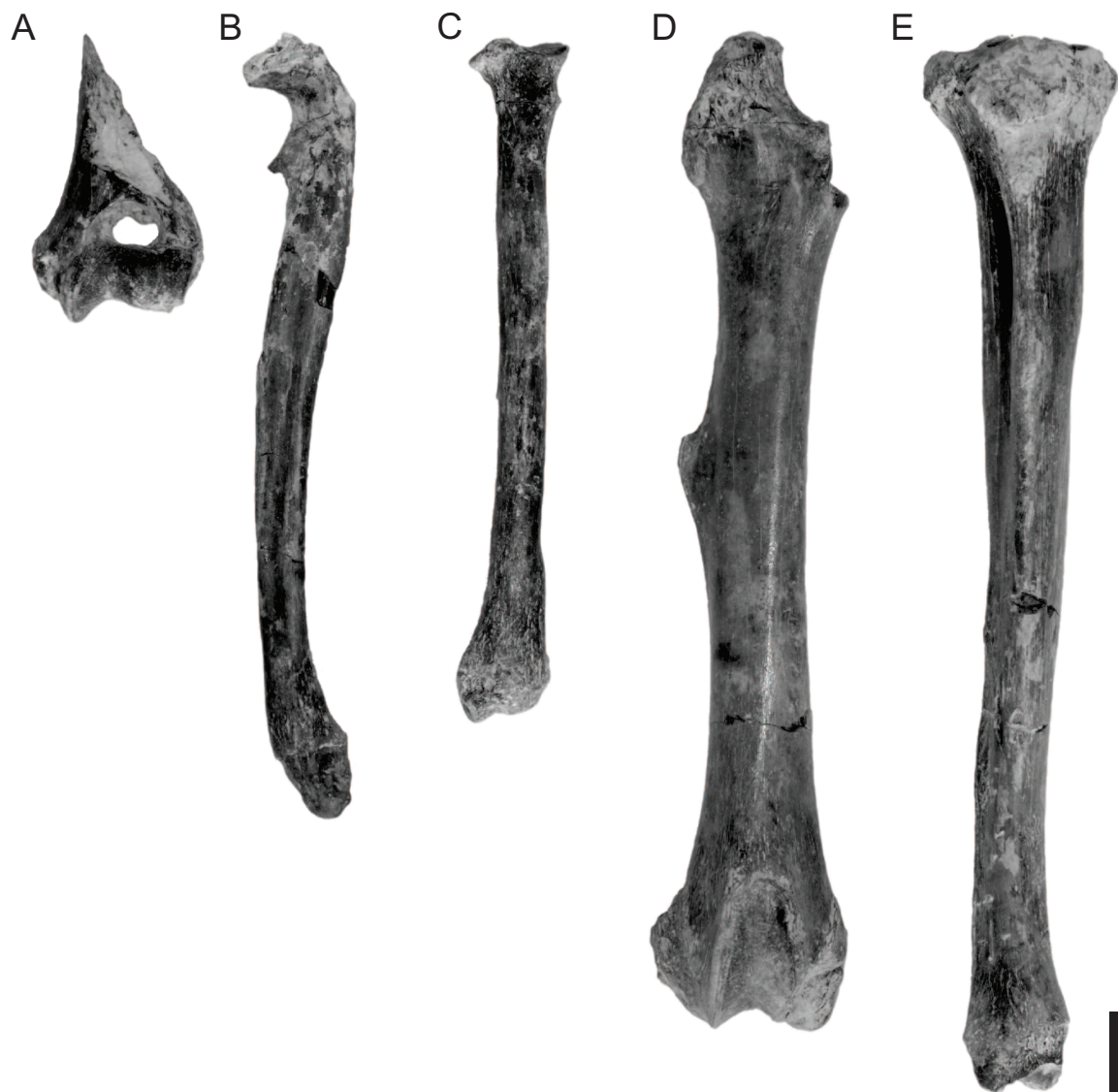


Lámina VIII. *Perimys* MPM-PV 17443. **A.** Húmero izquierdo.
B. Ulna izquierda. **C.** Radio izquierdo. **D.** Fémur
derecho. **E.** Tibia derecha. Escala: 10 mm.

A



B



C



D



E



Lámina IX. *Steiromys* MPM-PV 17444. **A.** Escápula derecha.
B. Pelvis derecha. **C.** Húmero izquierdo. **D.** Fémur
derecho. **E.** Tibia derecha. Escala: 10 mm.